

Pr 3835

Septembre-Décembre 1991
Trimestriel

Fascicule 3-4
Tome 22

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

24 FEV. 1992



SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

BUREAU POUR L'ANNEE 1991

Président :

P. OZENDA, Botanique et Biologie Végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402 Saint-Martin d'Hères Cedex. - Tél : 76.90.11.94.

Vice-Présidents :

F. RAMADE, Laboratoire de Zoologie, Université Paris-Sud, 91405 Orsay Cedex. - Tél : 69.41.78.96.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille. - Tél : 91.04.16.33 et Fax : 91.04.16.35.

Présidents honoraires :

G. LEMÉE, P. GRISON, J.A. RIOUX, Cl. DELAMARE-DEBOU-TEVILLE, G. RICOU, M. LAMOTTE.

Secrétaire Général :

P. JOUVENTIN, C.E.B.A.S.-C.N.R.S., Villiers-en-Bois, 79360 Beauvoir sur Niort. - Tél : 49.09.61.11 et Fax : 49.09.65.26.

Secrétaire Général adjoint :

E. GARNIER-SILLAM, Université Paris XII, Laboratoire de Biologie des Populations et de Zoologie, Biologie des Eaux et des Sols, avenue du Général de Gaulle, 94000 Créteil. - Tél : 48.98.91.44.

Trésorier :

H. MAURIN, Secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05. - Tél : 40.79.32.74 - Fax : 43.36.13.39.

Trésorier adjoint :

A. CANARD, Université de Rennes 1, Laboratoire de Zoologie et Écophysiologie, avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex. - Tél : 99.28.61.56.

CONSEIL POUR L'ANNÉE 1990

BARBAULT R., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex. - Tél : 43.29.12.25.

BELLAN SANTINI D. (adresse ci-dessus).

BONIN G., Université de Provence, Centre St. Jérôme, Biosystème et Ecologie Méditerranéenne, avenue E. Normandie Niemen, 13397 Marseille Cedex. Tél : 91.28.84.37 Fax : 91.02.05.50.

CANARD A. (adresse ci-dessus)

CANCELA DA FONSECA J.-P., Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau. Tél : 64.22.37.40.

CARTON Y., Laboratoire de Biologie et Génétique Evolutive, C.N.R.S., 91198 Gif-sur-Yvette. Tél : 69.82.37.11.

CORRE J.-J., Laboratoire de Systématique et Géobotanique Méditerranéenne, Institut de Botanique, 163, rue Auguste Broussonet, 34060 Montpellier Cedex. Tél : 67.63.17.93.

DELPECH R., 1 rue Henriette, 92140 Clamart. - Tél : 90.95.00.32 ou 90.30.70.79.

ELKAIM B., Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75002 Paris. - Tél : 43.36.25.25.

GARNIER-SILLAM E., (adresse ci-dessus).

GILLET P., Laboratoire de Zoologie et Ecologie Marine, 3, place André Leroy, B.P. 808, 49005 Angers Cedex.

GIRARD C., Botanique-Ecologie Végétale, Institut National Agronomique, 78850 Thiverval Grignon. - Tél : 30.54.45.10 - Fax : 30.54.94.54.

GRENOT C., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05. - Tél : 43.29.12.25.

GUELORGET O., Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex. - Tél : 67.63.91.44.

JEANSON C., Laboratoire d'Ecologie Générale, M.N.H.N., 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy. - Tél : 60.46.48.41.

JOUVENTIN P., (adresse ci-dessus).

JULVE P., 59, avenue Jean Degroote, 59270 Bailleul.

LAGAUTERIE (adresse ci-dessus).

LAZARE J.-J., Centre d'Ecologie Montagnarde de Gabas, 64440 Laruns. - Tél : 59.05.32.11.

MAURIN H., (adresse ci-dessus).

MULLER S., Laboratoire d'Ecologie, Université de Metz 1, rue des Récollets, 57000 Metz.

OZENDA P. (adresse ci-dessus).

PAUTOU G., Botanique et Biologie Végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402 St.-Martin d'Hères Cedex. - Tél : 76.51.46.00.

RAMADE F., (adresse ci-dessus).

TESTARD P., Département de Biologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05. — Tél : 43.29.12.25.

TREHEN P., Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan le Grand. - Tél : 99.07.81.81.

CHARGÉS DE MISSION

P. JULVE, Station Internationale de Phytosociologie, Haendries, 59270 Bailleul. - Tél : 28.49.00.83.

P. LAGAUTERIE, D.R.A.E. Haute Normandie, Immeuble Blaise Pascal, 22, place Gadeau de Kerville, 76100 Rouen. - Tél : 35.72.44.33.

63835

Trimestriel
Septembre-Décembre 1991

Tome 22
fascicule 3-4



BULLETIN D'ÉCOLOGIE

Bibliothèque Centrale Muséum



3 3001 00041559 5

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— TOME 22 - N° 3-4 —

Septembre-Décembre 1991

Michèle TRÉMOLIERES, Didier CARBIENIER, Roland CARBIENIER, Isabelle EGLIN, Fabienne ROBACH, José Miguel SANCHEZ-PÉREZ, Annik SCHNITZLER & Diane WEISS. — Zones inondables, végétation et qualité de l'eau en milieu alluvial rhénan : l'île de Rhinau, un site de recherches intégrées.	317
Thierry LODÉ. — Évolution annuelle du régime alimentaire du Putois <i>Mustela putorius</i> L. en fonction de la disponibilité des proies.	337
Frans DE CONINCK, Christian BOCK, Fabrice GRÉGOIRE, Jean MAUCORPS & Stanislas WICHEREK. — Les transferts latéraux de solutions du sol dans un système lande sur podzol-tourbière acide.	343
Jean Pierre RAFFIN, Hélène FRANCILLON-VIEILLOT, Jean-Claude GODINEAU, François Jean MEUNIER, Roland PLATEL & Jacques RIBIER. — Suivi à long terme (1978-1988) de quelques sites littoraux bretons après pollution pétrolière (Amoco Cadiz).	363
Jean Pierre RAFFIN, Roland PLATEL, François Jean MEUNIER, Hélène FRANCILLON-VIEILLOT, Jean Claude GODINEAU & Jacques RIBIER. — Étude sur dix ans (1978-1988) de populations de Mollusques (<i>Patella vulgata</i> L. et <i>Tellina tenuis</i> Da Costa), après pollution pétrolière (Amoco Cadiz).	375
Françoise FORGEARD & Marc LEBOUVIER. — Inflammabilité et combustibilité des principales espèces végétales des landes de Bretagne.	389
Alexandre BUTTLER & Jean-Michel GOBAT. — Les sols hydromorphes des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse).	405
Gérard METGE. — Contribution à l'étude écologique d' <i>Anopheles labranchiae</i> au Maroc. Activité des imago et dynamique des stades pré-imaginaux dans la région de Sidi Bettache.	419
Vie de l'écologie.	427
Résumés de thèse.	433

Michèle TRÉMOLIERES, Didier CARBIENIER, Roland CARBIENIER, Isabelle EGLIN, Fabienne ROBACH, José Miguel SANCHEZ-PÉREZ, Annik SCHNITZLER & Diane WEISS. — Flooded areas, vegetation and water quality in the alluvial Rhine plain : a study site, the Rhinau island.	317
Thierry LODE. — Annual evolution of the diet of the Polecat <i>Mustela putorius</i> L. in conjunction with prey availability.	337
Frans DE CONINCK, Christian BOCK, Fabrice GRÉGOIRE, Jean MAUCORPS & Stanislas WICHEREK. — Lateral transportation of soil solutions in a heath on a podzol and bog system.	343
Jean Pierre RAFFIN, Hélène FRANCILLON-VIEILLOT, Jean-Claude GODINEAU, François Jean MEUNIER, Roland PLATEL & Jacques RIBIER. — Long survey (1978-1988) of some Briton shores after oil spill (Amoco Cadiz).	363
Jean Pierre RAFFIN, Roland PLATEL, François Jean MEUNIER, Hélène FRANCILLON-VIEILLOT, Jean Claude GODINEAU & Jacques RIBIER. — A ten years (1978-1988) study on Molluscs (<i>Patella vulgata</i> , L. and <i>Tellina tenuis</i> , Da Costa) populations after Amoco Cadiz oil spill.	375
Françoise FORGEARD & Marc LEBOUVIER. — Flammability and combustibility of main vegetal species of Brittany heathlands.	389
Alexandre BUTTLER & Jean-Michel GOBAT. — The hydromorphic soils of the wet meadows of the south shore of Lake Neuchâtel (Switzerland).	405
Gérard METGE. — An ecological study of <i>Anopheles labranchiae</i> in Morocco. Activity of adults and dynamic of larvae in the Sidi Bettache area.	419
Life of Ecology.	427
Summary of thesis.	433

ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

16 MARS 1992

10h-16h Muséum National d'Histoire Naturelle

Laboratoire d'Entomologie

45, rue Buffon, 75005 Paris

THÈME : QUEL AVENIR POUR L'ÉCOLOGIE ?

Retenez dès maintenant cette date. Les indications pratiques seront fournies ultérieurement.

RENOUVELLEMENT DU CONSEIL (16 mars 1992)

APPEL DES CANDIDATURES

Au minimum 11 postes de conseillers seront à pourvoir. Les candidatures doivent être adressées avant le 31 janvier 1992 au siège de la Société. Chaque candidat est prié de fournir un bref *curriculum vitae* (5 lignes maximum) et une brève déclaration sur le rôle qu'il souhaite jouer dans l'animation de la Société.

Dans le Conseil actuel, sont sortants et rééligibles : MM. CANCELA DA FONSECA, LAGAUTERIE, MAURIN, MULLER, OZENDA, PAUTOU, RAMADE, TREHEN. Sont sortants non rééligibles : MM. BARBAULT, DELPECH, GRENOT.

ANNONCE DE COLLOQUE CONJOINT S.F.E.C.A. - S.F.E.

« ÉCOÉTHOLOGIE »

CHIZE 17-19 MARS 1992

ORGANISATION PRATIQUE

Un Colloque conjoint de la Société Française d'Étude du Comportement Animal et de la Société Française d'Écologie aura lieu en 1992 au Centre d'Études Biologiques de Chizé. Cette Unité Propre de Recherche N° 4701 du C.N.R.S. a pour thème les « Stratégies de Reproduction des Vertébrés ». Elle est dirigée par Pierre JOUVENTIN, membre du Conseil de la SFECA et Secrétaire Général de la SFE.

La Station de Terrain se trouve située à 20 km de Niort, en pleine forêt de Chizé (2h30 de Paris par TGV), et à 200 km de Bordeaux (sortie 23 de l'autoroute Paris-Bordeaux).

L'accueil se fera sur place (chambres et dortoirs), dans les gîtes ruraux voisins et dans les auberges environnantes. Les personnes dépourvues de moyens de locomotion seront hébergées à proximité du laboratoire et véhiculées matin et soir. Les repas auront lieu dans le restaurant du laboratoire et les séances dans la salle de conférence (120 places). Les frais d'inscription (250 F pour les étudiants, 350 F pour les autres participants) couvriront les pauses-café, le volume des résumés mais aussi l'ensemble des repas.

Après la conférence d'ouverture en milieu de matinée le mardi 17, les 2 journées seront consacrées à l'« éco-éthologie » avec des communications et tables rondes.

Les deux sociétés traiteront séparément de leur organisation (AG, Conseil, revues...) et de leur avenir :

- la S.F.E. à Paris, avant le colloque, le lundi 16 mars,
- la S.F.E.C.A., à Chizé, après le colloque, le jeudi 18 mars.

PROGRAMME

Paris :

lundi 16 de 10 h 00 à 16 h 00 (Muséum, Salle d'Entomologie)

A. G. de la S.F.E. et du Bulletin d'Écologie).

Chizé :

Mardi 17 à partir de 8 h 30 : réception des participants au Centre.

à 10 h 30 : conférence introductive par John KREBS (Pr. Université d'Oxford) « The interface between ecology, ethology and evolution : mechanistic and darwinian approaches are complementary ».

Mardi après-midi et Mercredi 18 : communications sur « le rôle adaptatif des comportements sociaux ».

Mercredi soir : débat sur « l'éthologie, science autonome ou d'interface ? Son statut et ses liens avec l'écologie ».

Jeudi 19 matin : séance de posters sans thème imposé avec brève présentation par les auteurs et A.G. de la SFECA.

Jeudi 19 de 14 h 00 à 16 h 00 : débat sur « l'avenir de l'éthologie ».

Chaque débat sera introduit par une personnalité.

La revue d'écologie (Terre et Vie) envisage de publier un numéro spécial de cette réunion.

QUEL AVENIR POUR L'ÉTHOLOGIE ET L'ÉCOLOGIE ?

En ce qui concerne l'éthologie, rétrospectivement, l'époque des Objectivistes paraît une période faste. L'optimisme sur l'avenir de l'éthologie conquérante n'est aujourd'hui plus de mise. A l'étranger, cette discipline semble avoir été phagocytée par d'autres plus « dures » comme la génétique, la physiologie & biochimie, la démographie et même la psychiatrie... En France, la situation est bien pire puisque le mot est banni du vocabulaire des décideurs du C.N.R.S. ou de l'Université, les chercheurs et les laboratoires étant poussés vers d'autres champs de connaissance.

En ce qui concerne l'écologie scientifique, elle est sur toutes les bouches mais victime de son succès, elle est confondue par le public avec l'écologie politique et par les décideurs avec les sciences de l'environnement. Son statut de science explicative et fondamentale s'en trouve remis en question.

C'est le creux de la vague et peut-être le bon moment de s'interroger : les chercheurs restés fidèles à ces disciplines sont-ils des fossiles ou des égarés ? Sont-ils victimes d'un ostracisme ou en retard d'une guerre ? Le système de jugement des laboratoires et des chercheurs est-il injuste et faussé par les anglophones ? Devons-nous assister à ces naufrages sans réagir ? Est-il trop tard ? Quelle stratégie engager pour rétablir la crédibilité et les moyens de nos disciplines ?

Les problèmes étant différents, nous ne les traiterons pas ensemble mais, pour l'avenir de l'écologie, nous en débattons la veille du colloque et par tradition à Paris. Pour l'avenir de l'éthologie, le débat se fera dans la foulée à Chizé.

P. JOUVENTIN, Membre du Conseil de la S.F.E.C.A.

Secrétaire Général de la S.F.E.

ENVOYEZ IMMÉDIATEMENT VOS INTENTIONS DE PARTICIPATION ET DE COMMUNICATION À VINCENT BRETAGNOLLE (COLLOQUE), CEBC-CNRS, 79360 BEAUVOIR-SUR-NIORT (Tél. 49.09.61.11, Fax 49.09.65.26) POUR RECEVOIR UN BULLETIN D'INSCRIPTION.

ZONES INONDABLES, VÉGÉTATION ET QUALITÉ DE L'EAU EN MILIEU ALLUVIAL RHENAN : L'ÎLE DE RHINAU, UN SITE DE RECHERCHES INTÉGRÉES*

Michèle TRÉMOLIERES, Didier CARBIENIER, Roland CARBIENIER, Isabelle EGLIN, Fabienne ROBACH, José Miguel SANCHEZ-PÉREZ, Annik SCHNITZLER, Diane WEISS.

Laboratoire de Botanique et Cryptogamie, Faculté de Pharmacie, URA CNRS 95 (CEREG, Centre d'Etudes et de Recherches Éco-Géographiques), PIREN-Eau Alsace, 74 route du Rhin, B.P. 24, 67400 Illkirch.

SUMMARY

(original scientific paper)

FLOODED AREAS, VEGETATION AND WATER QUALITY IN THE ALLUVIAL RHINE PLAIN : A STUDY SITE, THE RHINAU ISLAND.

Rhinau island has been chosen in a batch of experiments in our laboratory because of its particular status as a flooded sector in the upper Rhine alluvial valley (Fig. 1). Therefore we investigated the typology and dynamics of the flooded alluvial forest, the interactive evolution of the quality of groundwater and surface water, the relations between the different compartments involved, i.e. water, soil, plant. In this paper we describe a review of results in this field, which emphasize the importance of conserving this type of milieu in order to preserve the quality and quantity of water resources.

Rhinau island constitutes an hydrosystem according to Amoros et al. (1987, 1988), whose functioning must be analyzed as a whole. It associates terrestrial ecosystems (alluvial forests), aquatic ecosystems and groundwater.

Typology and the dynamics of alluvial forests

The alluvial forests develop in three dynamic stages previously described by CARBIENIER et al. (1988a) : a pioneer stage with softwoods (*Salix-Populetum nigrae*), a post-pioneer stage with mixed woods (*Fraxino excelsiori-Populetum albae*) and a terminal stage with hardwoods (*Querceto-Ulmum minoris*). The latter stage reaches the highest level of species richness (about 160 species) and the most complex spatio-temporal structure (CARBIENIER 1970, CARBIENIER et al. 1988a). The consequences are a large number of interactions between the phytocenosis components and those of the biotope. But Rhinau island does not present the whole dendrological richness of the *Querceto-Ulmum* community (with 17 lignous trees species against 30 usually and 10 lignous shrubs against 26) because of the predominance of hydrophilic sites (Tab. IV).

Relations between functioning of the forest ecosystem and the self-purification of groundwater

The increasing complexity of the alluvial forest according to the successive stages is related to the ionic quality groundwater. The nutrients (N, P, K) are brought in by the flood waters of the Rhine during the summer period. We show that the infiltration waters are purified during the transfer through the soil-root system and allow the supply of the groundwater-table with water of good quality. The purifying efficiency of the terminal stage is the best of the three stages (Fig. 3 and 4).

The share of phosphorous allocation between ligneous species of the forest ecosystem

The bioavailability of phosphorus is poor on a carbonated calcareous substrate. In these conditions it is precipitated under phosphate tricalcic, evolving to hydroxapatite. The flood waters bring large amounts of phosphorus because of the eutrophication of the river. Four ligneous species (oak, *Quercus robur* L., ash, *Fraxinus excelsior* L., dogwood tree, *Cornus sanguinea* L. and climbing ivy, *Hedera helix* L.) are studied by the method of foliage analysis. All the species except ivy reveal adaptive behaviour, i.e. do not store phosphorus (Tab II). This « wasting » behaviour shows that phosphorus is always available, even in excess, despite the nature of the substrate, thanks to regular contribution by flood waters.

The aquatic macrophytes as « descriptors » of hydrological functioning and agents of self-purification

The aquatic ecosystems of the island present a few functional units (Fig. 1 and 2) in which we tried to correlate aquatic vegetation and surface water quality, trophy (phosphate and ammonia) and saprophy (COD and BOD). These parameters are differentiated either by the upstream-downstream evolution or by the importance of the groundwater contribution (drainage of the groundwater table).

A completely artificial (canalised Rhine) or partly artificial (straightened Rhine, « Old-Rhine ») is compared to natural systems more and less connected to the Rhine which flow in the alluvial forest. The vegetation shows the influence of the highly eutrophic and polluted Rhine waters, either directly (connexion with the river) or not (eutrophication infiltration feeding the groundwater) (Tab. II). The vegetation is eutrophic and mesosaprobic in the artificial functional units as well as upstream of the connected units. It is characterized by oligospecific macrophyte communities and Lemnaceae communities, characteristic of hypertrophy, the *Lemnetum gibbae*. It evolves downstream, to form eutrophic but

* Manuscrit reçu le 21 septembre 1990, version révisée acceptée pour publication le 15 avril 1991.

oligosaprobic communities, richer in species. This demonstrates an improvement of water quality from upstream to downstream in the running waters connected to the river (Fig. 5 and 6), thanks to vegetation action. This improvement can be accentuated by the groundwater contribution, revealed by specific parameters (temperature, dissolved O_2) and by macrophyte phreatophyte descriptors such as *Sium erectum* Huds., *Nasturtium officinale* R. Br. and Characaceae.

In the functionally disconnected units, the meso to eutrophic oligosaprobic vegetation allow a differentiation according variations of water quality or the influence of the periodic contribution of flood waters (Fig. 8).

The aquatic vegetation is an efficient diagnostic tool for examining evolution of water quality and of hydrological functioning. Our results specify those previously obtained at the level of the whole Rhine Alsace plain (CARBIENER et al. 1988b, CARBIENER et al. 1990, ROBACH et al. 1991).

KEY WORDS : Flooded area, alluvial forest, aquatic ecosystem, groundwater-table, phosphate, nitrate, river-groundwater exchange.

RÉSUMÉ

(travail original)

L'île de Rhinau, par son statut de zone inondable dans le milieu alluvial rhénan a été choisie pour réaliser un ensemble de recherches intégrées : typologie et dynamique de la forêt alluviale inondable, évolution interactive de la qualité des eaux souterraines et des eaux de surface, relations entre les différents compartiments eau-sol-plante. Cet article présente les principaux résultats obtenus à ce jour et montre l'intérêt scientifique fondamental et la nécessité du maintien de ce type de milieu pour la préservation des ressources en eau.

L'île constitue un hydrosystème au sens de AMOROS et al. (1987, 1988) dont le fonctionnement doit être considéré globalement. Il associe en étroite complémentarité, écosystèmes terrestres (forêts alluviales), écosystèmes aquatiques et eaux souterraines.

Typologie et dynamique des forêts alluviales

Les forêts alluviales sont constituées des trois stades de succession déjà définis par Carbiener et al. (1988a) : un stade pionnier à bois tendre (*Salix-Populeum nigrae*), un stade post-pionnier à bois mixte (*Fraxino excelsiori-Populeum albae*) et un stade terminal à bois dur (*Quercus-Ulmum*). Ce dernier stade se caractérise par une grande richesse en espèces ligneuses et une structuration spatiale, verticale et horizontale, de complexité maximale CARBIENER 1970, CARBIENER et al. 1988a). Il en résulte de multiples interactions entre les composantes de la phytocénose et celles du biotope. Le stade terminal n'atteint cependant pas dans l'île de Rhinau la richesse spécifique globale du *Quercus-Ulmum*, parce qu'il relève essentiellement de stations très humides.

Relations entre le fonctionnement des écosystèmes forestiers et l'épuration des eaux souterraines

Le gradient de complexité de la forêt alluviale en fonction des stades de succession est mis en relation avec la qualité ionique de l'eau souterraine. Les crues annuelles du Rhin euphratisé apportent des nutriments (N, P, K) en quantité importante pendant la période estivale. Il est montré que les eaux d'infiltration sont épurées lors du transit à travers le système sol-racine et assurent ainsi la recharge de la nappe sous-jacente en eau de bonne qualité. Le stade terminal présente la meilleure efficacité d'épuration par rapport aux deux autres stades dynamiques.

Le partage de la ressource phosphore entre des partenaires de l'écosystème forestier alluvial terminal

La biodisponibilité du phosphore est médiocre sur les substrats basiques carbonatés calcaires, que constituent les alluvions du Rhin riches en calcaire actif. En effet dans ces conditions le phosphore est précipité sous forme de phosphate tricalcique évoluant vers des hydroxyapatites. Les inondations en apportent de grandes quantités du fait de l'eutrophisation du fleuve. Quatre espèces ligneuses (chêne, frêne, cornouiller sanguin et lierre) ont été étudiées par la méthode de l'analyse foliaire. Toutes les espèces étudiées à l'exception du lierre révèlent un comportement phénotypique adaptatif, à savoir ne pas stocker le phosphore et le relarguer dans les litières. Ce comportement dit de « gaspillage » démontre que le phosphore est toujours disponible en quantité suffisante voire excédentaire dans le site malgré la nature du substrat, grâce à l'apport régulier par les eaux d'inondation.

Les végétaux macrophytes aquatiques en tant que descripteurs du fonctionnement hydrologique et agents d'auto-épuration

Les écosystèmes aquatiques de l'île comportent plusieurs unités fonctionnelles dans lesquelles nous avons tenté de corréler la végétation aquatique et les paramètres de la trophie (phosphates et ammoniac) et de la saprobie (DCO, DBO). Ces paramètres se différencient soit par l'évolution amont-aval (efficacité différentielle des auto-épurations) soit par l'importance des apports phréatiques (drainage de la nappe). Un système complètement artificiel (Rhin canalisé) ou très artificialisé (Rhin rectifié court-circuité dit Vieux-Rhin) est comparé aux systèmes naturels plus ou moins connectés au fleuve qui coulent à travers la forêt alluviale. La végétation qui s'installe démontre l'influence directe (connection des systèmes aquatiques au fleuve) ou indirecte (infiltrations alluviales alimentant la nappe phréatique) des eaux du Rhin sur la qualité des eaux de surface. La végétation est eutrophe à hypertrophe mésosaprobe dans les unités fonctionnelles artificielles et à l'amont des unités connectées. Elle est caractérisée par des associations appauvries de macrophytes (oligosaprobiques) et un groupement de Lemnaceae, caractéristiques de l'hypertrophie, le Lemnetum gibbae. Elle évolue vers l'aval, vers des associations eutrophes mais oligosaprobiques plus riches en espèces, démontrant ainsi une amélioration de la qualité de l'eau de l'amont vers l'aval par l'action de la végétation. Cette amélioration peut être accentuée par des apports phréatiques, révélés par des paramètres physico-chimiques spécifiques (O_2 , température) et par des « descripteurs » macrophytes phréatophytes (*Sium erectum*, *Nasturtium officinale*, Characées).

Dans les unités fonctionnelles aquatiques déconnectées du fleuve, donc alimentées par la nappe, la végétation mésotrophe oligosaprobe permet de différencier des variations de qualité de la nappe ou l'influence d'apports périodiques d'eau d'inondation.

Ainsi globalement, la végétation constitue un outil efficace de diagnostic de l'évolution spatio-temporelle de la qualité des eaux et du fonctionnement hydrologique. Nos données précisent, dans le cas du milieu rhénan, des résultats obtenus précédemment à l'échelle de la plaine rhénane d'Alsace (CARBIENER et al. 1988b, CARBIENER et al. 1990, ROBACH et al. 1991).

MOTS CLÉS : Zone inondable, Forêt alluviale, Nappe phréatique, Écosystèmes aquatiques, Phosphates, Nitrates, Échanges fleuve-nappe.

INTRODUCTION

En Europe, les aménagements hydrauliques des grands fleuves ont fortement perturbé les relations entre les différents compartiments formés par les fleuves et leur plaine d'inondation : travaux de l'équipe de A. L. ROUX sur le Rhône, par exemple ROUX *et al.* (1989), PAUTOU *et al.* (1985), AMOROS *et al.* (1987), de DÉCAMPS sur la Garonne, DÉCAMPS *et al.* 1988, de MARGL (1973) et WENDELBERGER (1984) sur le Danube.

Dans le fossé rhénan, les travaux de rectification du Rhin (1830-1860) ont rétréci le lit majeur occupé par une « galerie forestière », à 2-3 km de large. Ils laissèrent subsister un certain nombre de bras latéraux, mais en atténueront fortement la dynamique. Les 23 000 ha de forêt alluviale rhénane occupant de façon quasi continue les berges de la rive gauche alsacienne du fleuve se sont réduits progressivement. Depuis la canalisation du fleuve (1950-1960), ces forêts ne subsistent plus que sur 7000 ha (emprises du canal et des zones industrielles) et ont en majorité perdu leur statut de zones inondables fonctionnelles. Néanmoins, il reste quelques sites encore inondables, recelant une forêt alluviale semi-naturelle, comme l'île de Rhinau.

Située à une trentaine de kilomètres au Sud de Strasbourg, dans l'ancien secteur tressé du fleuve, l'île de Rhinau (Fig. 1) est encore soumise à des inondations régulières, généralement estivales. Elle appartient à la série d'îles créées artificiellement lors des travaux de canalisation du Rhin. Entre Marckolsheim et Strasbourg, ces travaux ont abouti à l'édification d'une succession de biefs en « feston » en vue de l'installation d'usines hydroélectriques. Chaque île est limitée à l'Est par le Rhin court-circuité appelé Vieux-Rhin, et à l'Ouest par le bief correspondant du Canal d'Alsace. L'île de Rhinau entièrement forestière est parcourue par un réseau complexe de bras latéraux connectés au Rhin (ancien système tressé) et de milieux aquatiques plus ou moins déconnectés du fleuve.

Les forêts alluviales encore fonctionnelles correspondent à divers stades dynamiques d'origine naturelle et anthropique (CARBIENER *et al.* 1988a), avec une majorité de stades pionniers. Ainsi malgré les modifications successives du fonctionnement hydrologique du fleuve, les échanges entre les différents compartiments (nappe-sol-végétation-rivière), ont été maintenus. Le caractère exceptionnel d'une telle situation en vallée supérieure du Rhin fait de l'île de Rhinau un champ d'étude privilégié pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes alluviaux.

Des recherches existent sur le site depuis plusieurs années. Elles s'intègrent dans des travaux généraux sur l'écologie alluviale de la plaine rhénane et concernent la typologie et la structure des forêts alluviales, CARBIENER (1974, 1981), CARBIENER *et al.* (1989), SCHNITZLER (1988), WALTER (1974, 1979), BECKMAN (1984), les rela-

tions végétation-qualité des eaux, (depuis 1980 dans le cadre PIREN-Eau/Alsace, CARBIENER & ORTSCHIEIT 1987, CARBIENER *et al.*, 1988b, 1989, 1990). Ces recherches se sont intensifiées depuis mars 1988. Elles ont abouti à un certain nombre de résultats originaux que nous allons exposer dans cet article. Chacun de ces résultats sera approfondi par thème spécifique, dans d'autres publications.

Nos recherches tentent de répondre aux questions suivantes :

- Quel est l'impact des inondations, d'une part sur la qualité des eaux de surface et des eaux souterraines, d'autre part sur la dynamique et la typologie végétale forestière ?

- Quel est le rôle joué par le système alluvial sol/forêt sur le transfert eaux de surface/eaux souterraines ? Quelle est sa capacité d'épuration des eaux de crue ?

- Quel est l'impact des apports dus aux eaux de crue sur la nutrition minérale des végétaux ? Ces apports sont-ils suffisants pour compenser certains blocages au niveau des sols (cas des phosphates) ?

- Les écosystèmes aquatiques connectés ou non au fleuve sont-ils capables (par l'intermédiaire de la végétation qui s'y développe) d'assurer une auto-épuration efficace de la pollution organique et de réduire la charge eutrophisante apportée par les eaux de crue ? Et si tel est le cas, quelle en est l'importance ?

SITE, MATÉRIEL ET MÉTHODES

LES UNITÉS FONCTIONNELLES DE L'HYDRO-SYSTÈME RHÉNAN DU SECTEUR DE RHINAU

La région alluviale riveraine du Rhin canalisé forme un hydrosystème au sens de AMOROS *et al.* (1987, 1988), dont le fonctionnement doit être considéré globalement. En effet l'hydrosystème associe en étroite complémentarité, écosystèmes terrestres (forêts alluviales), écosystèmes aquatiques et eaux souterraines.

Les écosystèmes aquatiques

Cet écosystème (BLANDIN & LAMOTTE 1985) comporte 5 unités fonctionnelles aquatiques (Fig. 1 et 2).

- le Canal d'Alsace (à l'Ouest), dérivation surélevée (Fig. 2) pour partie étanchéifiée, alimente une usine hydroélectrique. C'est un milieu artificialisé aux rives bétonnées où la photosynthèse est fortement inhibée par la turbidité des eaux polluées.

- le Vieux-Rhin (Rhin rectifié du 19^{ème} siècle, court-circuité par le Canal d'Alsace) longe l'île de Rhinau sur toute sa longueur (11 km). Il est alimenté par un barrage, jouxtant la tête de l'île et lui réservant un débit minimum de 15 m³/s. Il comporte trois seuils destinés à soutenir le niveau de la nappe phréatique. Lorsque la capacité de l'usine hydroélectrique est dépassée (1700 m³.s⁻¹ environ) une partie des eaux du Rhin canalisé est détournée vers le Vieux-

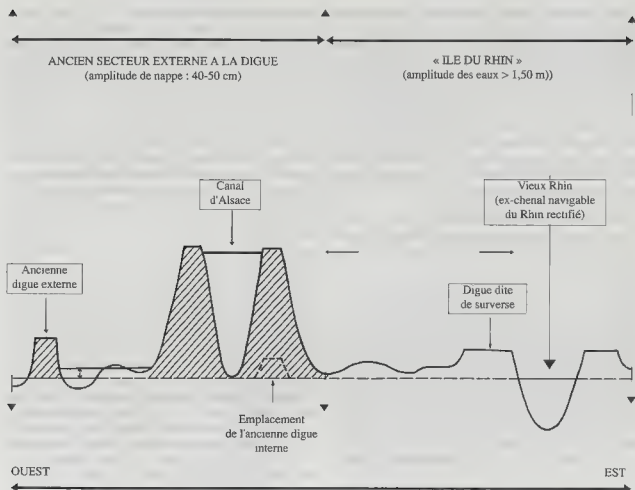


FIG. 2. — Coupe transversale du bief de Rhinau. *Transversal section of the Rhinau stillwater.*

Rhin qui déborde alors et inonde toute la partie centrale et aval de l'île de Rhinau (à partir de l'amont du seuil 2). Mais le Vieux-Rhin est perturbé par des apports hyper-eutrophisants provenant d'un petit affluent allemand (le Canal Léopold). Celui-ci draine les effluents d'une grande station d'épuration de la zone de Fribourg en RFA, station dépourvue de traitement « tertiaire » retenant le phosphore et l'azote minéral. Ces apports se déversent à quatre kilomètres environ en aval du barrage de prise d'eau du bief de Rhinau du Canal d'Alsace (à l'amont du seuil 2).

■ le Schaftheu, ancien cours de tresse (7,5 km) parcourant une forêt alluviale inondable, est alimenté par une prise d'eau (2 m³.s⁻¹ environ) réaménagée sur le Vieux-Rhin (3,7 km environ en aval du barrage). Malheureusement cette prise est située quelques centaines de mètres en amont et vis-à-vis de la confluence du Canal Léopold. Elle est affectée par les apports eutrophisants de ce dernier par suite des remous, activés essentiellement lors d'épisodes de vent du Nord. La partie amont du Schaftheu est aussi alimentée par

des eaux d'origine phréatique, pour partie eutrophisées par des fuites du lit du fleuve canalisé en amont des barrages (« filtrats rhénans « riches en N-NH₄⁺ et P-PO₄³⁻, CARBIENER *et al.*, 1988b), et du Vieux-Rhin en amont des seuils. A la hauteur du seuil 3 (6,5 km), il communique avec le Vieux-Rhin qui l'eutrophise à nouveau fortement (cette communication vient d'être supprimée par un seuil submersible, dans le cadre de travaux d'optimisation des fonctions du bras forestier, préconisés par le « Rapport sur les Pollutions Sandoz » CARBIENER & LEYNAUD avec la coll. de LALONDE & MALLET, 1986).

■ Les isolats, petits étangs naturels ou artificiels disséminés sur l'île et à l'extérieur de l'île mais à proximité du Rhin, correspondent soit à des fosses d'anciennes tresses soit à des excavations datant de la canalisation. Ces isolats sont alimentés par des apports phréatiques, mais se différencient par leur situation en zone inondable (apports eutrophisants périodiques) ou non inondable (alimentation phréatique permanente).

■ Les sources phréatiques alimentées par la nappe donnent naissance à des bras ou petits cours d'eau très limpides, affluents du Schaftheu. Cependant la qualité de leurs eaux est conditionnée par le degré de contamination par les « filtrats rhénans ».

Les trois derniers milieux, les moins artificialisés, comportent au moins localement des zonations riveraines caractéristiques, fonction de la dynamique : groupements à faux roseau (*Phalaris arundinacea* L.) au bord des eaux vives (érosions), à roseau (*Phragmites communis* Trin.) ou laiche (*Carex elata* All.) dans les secteurs calmes, selon la régularisation des niveaux d'eau.

Les écosystèmes forestiers alluviaux

Ils se décomposent en deux complexes successionnels SCHNITZLER (1988), CARBIENER *et al.* 1988a, CARBIENER (1989), CARBIENER & SCHNITZLER (1990).

Complexes pionniers. — L'île, lors du chantier du Grand Canal d'Alsace (1960), fut déboisée sur les deux tiers de sa surface : ce déboisement s'est limité soit à un simple désouchage (partie Sud), soit à une mise à nu du substrat s'accompagnant de la destruction du sol alluvial par décapage et mélange au bulldozer (partie Ouest). La recolonisation forestière spontanée est actuellement en cours dans ces secteurs. Quoique la dynamique initiale du fleuve ait été modifiée, avec toutes les conséquences pour la dynamique interne des groupements végétaux, nous disposons encore d'un véritable laboratoire expérimental, ce qui a permis d'étudier les modalités de la recolonisation forestière en milieu alluvial, en fonction des deux conditions précitées de substrat et en fonction de l'hydrologie (inondabilité, niveau de la nappe).

Complexes de forêts alluviales plus évoluées, post-pionnier ou terminal. — L'île de Rhinau est couverte dans sa partie centrale par une forêt alluviale à Chêne pédonculé, Frêne, Orme et Peuplier blanc, représentée par différents stades d'évolution dont un stade terminal particulièrement remarquable (*Quercus-Ulmum minoris*) et un stade post-pionnier à Peuplier blanc, Orme et Frêne (*Fraxino-Populeto albae*). Une forêt cultivée récente à *Populus x canadensis* (Peuplier canadien) occupe la partie nord (en aval du seuil 3, plantation après coupe à blanc effectuée en 1970).

MATÉRIEL

Le site de Rhinau comporte plusieurs installations expérimentales.

24 piézomètres crépinés ont été installés jusqu'à la grave afin de suivre les variations du niveau de la nappe phréatique au cours du cycle hydrologique. Les prélèvements ont été effectués dans la partie superficielle (« toit »)

de la nappe phréatique qui sature le sol, après pompage jusqu'à obtention d'une qualité d'eau constante.

Sur le site de la forêt alluviale au stade terminal (Chênaie à Frêne et Orme), ont été installés 10 bacs collecteurs de litres de 1 m² de surface afin d'évaluer la quantité de liège et de doser les éléments minéraux susceptibles de retourner au sol par an et par unité de surface par le biais de ces litières.

Une série de pluviomètres (pour doser les éléments minéraux dans les pluviollessivats), deux batteries de tensiomètres (pour suivre l'état hydrique des substrats), un piézographe et un limnigraphe équipent aussi le site.

MÉTHODES

Analyses physico-chimiques

Eaux. — Dans tous les sites (eaux de surface et piézomètres), on a mesuré in situ le pH, l'oxygène dissous et la température. Ces paramètres permettent, entre autres, de détecter des apports d'eau souterraine caractérisés par une sténothermie (11 à 12°C), et par une faible teneur en oxygène dissous (1 à 3 mg.l⁻¹ pour la nappe riveraine du fleuve, 4 mg.l⁻¹ pour la nappe plus occidentale).

Les paramètres physico-chimiques suivants sont mesurés dans les eaux de surface : la fraction soluble des orthophosphates (P-PO₄³⁻ µg.l⁻¹), l'azote ammoniacal total (N-NH₄⁺ µg.l⁻¹), la demande chimique en oxygène (DCO), la demande biologique en oxygène sur 5 jours (DBO₅), les chlorures (Cl mg.l⁻¹) et les nitrates (N-NO₃⁻ mg.l⁻¹). Des comptages bactériens sont également effectués afin de compléter l'estimation de la pollution organique.

Dans l'eau des piézomètres et des pluviollessivats, ont en outre été analysés : les carbonates, les bicarbonates, les sulfates, le calcium, le potassium, le sodium et le magnésium, ce qui nous permet de connaître la charge minérale totale dans l'eau et de contrôler la validité des résultats.

Les techniques analytiques sont celles décrites dans AFNOR (1986) et modifiées comme suit : les phosphates et l'ammoniaque sont dosés par un auto-analyseur à microflux (ce qui permet une détection de l'ordre de 5 µg.l⁻¹ P-PO₄³⁻ et N-NH₄⁺) et les chlorures par électrode spécifique d'argent.

Sols. — L'étude des sols a été entreprise dans le cadre d'un programme de recherche, englobant l'ensemble du lit majeur ordinaire du Rhin (SCHNITZLER 1988, CARBIENER & SCHNITZLER 1990). Sur la base de travaux antérieurs (CARBIENER 1970, 1974, 1983), 2 profils de sol ont été réalisés dans l'île de Rhinau. Les différentes composantes (C/N, M.O., texture, capacité d'échange, ions échangeables : K⁺, Mg²⁺ et Ca²⁺, Phosphore et carbonate total) ont été analysées au laboratoire d'analyses des sols d'Arras. Le choix des profils a été fait en fonction de la typologie des groupements végétaux du lit majeur du Rhin, afin d'en affiner les relations avec la structuration du milieu.

Les litères sont récoltées espèce par espèce dans des bacs de 1m². Les teneurs en azote et phosphore ont été mesurées après minéralisation sulfopercblorique.

Analyses phytosociologiques

Ensembles bioindicateurs de la qualité de l'eau. — Cette étude s'appuie sur les travaux antérieurs de (CARBIENER 1969, CARBIENER & ORTSCHFET 1987, CARBIENER *et al.* 1988b, CARBIENER *et al.* 1990). Une échelle de bioindication du degré d'eutrophisation d'eaux oligosaprobies d'origine phréatique a ainsi été élaborée, basée essentiellement sur l'utilisation des associations végétales aquatiques submerses et d'hydrophytes flottants. Elle a été récemment précisée et comporte 6 échelons, nommés A, B, C, CD, D, et E, de l'oligotrophie à l'eutrophie, couvrant une gamme allant de 10 à 80 µg.l⁻¹ de N-NH₄⁺ et/ou P-PO₄³⁻ selon les cas (CARBIENER *et al.*, 1990). La méthodologie des relevés intègre les faciès lénitiques et lotiques, ce qui permet d'éliminer les influences secondaires des facteurs physiques (vitesse du courant, morphométrie, entre autres).

L'intérêt de l'étude engagée depuis deux ans sur le site de Rhinau dans le domaine des milieux aquatiques consiste à étendre cette échelle de bioindication aux eaux plus eutrophisées encore, voire saprobies, afin de déterminer les relations entre les associations végétales et les processus d'amélioration de la qualité de l'eau (concernant la trophie et la saprobie). Il s'agit d'élaborer une échelle bioindicatrice des réductions de la charge eutrophisante et de la pollution biologique. Des relevés de la végétation aquatique (100 m² en moyenne, méthodologie modifiée à cause de l'évolution rapide des paramètres) ont été effectués sur les cinq types d'écosystèmes aquatiques étudiés, entre juin 1989 et septembre 1989. Ils ont été ensuite assemblés de façon manuelle selon la méthode phytosociologique classique définie par BRAUN-BLANQUET (1964) et GUTENOCHET (1973).

Typologie des groupements végétaux terrestres (forêts alluviales). — Cette typologie réalisée à partir de 400 relevés phytosociologiques d'une surface moyenne de 1500m² sur l'ensemble de la plaine rhénane d'Alsace entre Colmar et Strasbourg, dont l'île de Rhinau complète et précise la typologie acquise antérieurement (CARBIENER 1974, 1983). Ces relevés ont subi d'une part un traitement manuel, d'autre part un traitement informatique par analyse factorielle standard et une analyse ascendante hiérarchique (SCHNITZLER 1988).

RÉSULTATS

PRÉSENTATION GÉNÉRALE DES CARACTÉRISTIQUES DES COMPARTIMENTS DE L'ÉCOSYSTÈME ALLUVIAL, ÎLE DE RHINAU

Les eaux du Rhin canalisé et l'ensemble des eaux de surface connectées ou non au fleuve

Ce sont des eaux bicarbonatées calciques de pH basique (de l'ordre de 7-8). Mais alors que les eaux du Rhin sont fortement eutrophisées et polluées, les eaux des écosystèmes aquatiques plus ou moins connectés au fleuve présentent des degrés variables de saprobie et de trophie, exprimée par les teneurs en phosphates et ammoniacque (TAB. I). Un des buts de l'étude est d'en étudier l'évolution comparée en fonction de la typologie aquatique dans un secteur encore inondable.

Les eaux souterraines. — Elles sont caractérisées par une charge minérale plus élevée que celle des eaux du Rhin, avec notamment de fortes concentrations en bicarbonates et en calcium, résultat de l'équilibre avec la partie fine des sols (limons riches en calcaire actif, comme nous le verrons plus loin), en sodium et chlorures, résultat de la pollution par l'exploitation de potasse, située au Sud de la

TABLEAU I. — Paramètres physico-chimiques des eaux.

Physico-chemical parameters of waters

	HCO ₃ ⁻ mg/l	N-NO ₃ ⁻ mg/l	P-PO ₄ ³⁻ µg/l	SO ₄ ²⁻ mg/l	Cl mg/l	Ca ²⁺ mg/l	Mg ²⁺ mg/l	N-NH ₄ ⁺ mg/l	Temp. °C
Rhin (prise d'eau)	130-200	1-3	30-250	25-45	20-220	40-70	6-10	0,1-3	5-23
Rhin (canalisé)		0,8-2,5	15-135		15-240			0,05-0,71	7-23
Eaux de surface connectées		0,5-2,6	7-460		26-273			0,03-1	6-22
Eaux souterraines	240-450	0,03-5	0-30	20-80	40-150	80-150	8-15	0-0,45	6-17

plaine d'Alsace (TAB. I). Actuellement la charge en chlorures dans la nappe est supérieure à la moyenne de celle du Rhin, dont la charge a été diminuée : ceci s'explique par un effet d'hystérésis typique de l'inertie de la nappe, véhiculant une pollution « historique » plus forte. La situation est identique pour la pollution par le mercure (ROECK, 1989). Dans toute la frange rhénane, les eaux phréatiques sont influencées par les fuites à partir du lit du fleuve canalisé vers sa nappe. Ces infiltrations que nous appelons les « filtrats rhénans » sont estimées à $3 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ dans le secteur entre Marckolsheim et Strasbourg et $0,6 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ au niveau du coude de Rhinau, d'après une étude du BRGM-SGAL (1978). Cette influence rhénane se traduit directement au niveau des paramètres physico-chimiques mesurés dans les sources : nitrates et chlorures sont proches de ceux relevés dans le Rhin (ions libres sans affinité pour les colloïdes dont les teneurs s'équilibrent par libre diffusion entre le fleuve et sa nappe). Les phosphates y sont toujours très élevés aussi, malgré l'affinité pour les sédiments, par suite probablement d'une mobilisation par oxydo-réduction (CARBIENER *et al.*, 1988b), et de la présence de zones d'infiltration privilégiées à travers le lit de galets du Canal : il y a en effet concordance des pics localisés de contamination de la nappe par le mercure (ROECK, 1989) et les teneurs en phosphates mesurées en amont des barrages (ROBACH *et al.* 1991).

Les sols. — Ils sont périodiquement inondés, en moyenne une quinzaine de jours à la fin du printemps-début de l'été (juin). L'amplitude annuelle de la nappe est de 1,5 à 2 m. Elle était de 4 m avant la canalisation. Ce sont des sols alluviaux carbonatés basiques (pH 8), peu évolués, de capacité d'échange assez modeste (7 meq/100 g sauf dans les parties enrichies en argile -jusqu'à 20 % - où elle atteint 22 meq/100 g), pauvres en matière organique (5,7 % M.O.), riches en calcaire actif (10 % calcaire actif, 38 meq/100 g Ca^{++}). A la suite du ralentissement de la dynamique fluviale du aux travaux de rectification, la texture des horizons superficiels s'est localement enrichie en argile, passant de 10-15 % à 25 %.

L'aquifère. — Il est constitué par des graviers, sables, limons et argile. La zone saturée au dessus des graviers comporte un dépôt fluvial fin, sablo-limoneux de 1 à 3 m de profondeur.

Les forêts alluviales. — Dans la vallée du Rhin, nombreuses sont les séquences de stades sociologiques qui conduisent à la forêt terminale intrazonale à partir d'un substrat brut ou d'un sol. Nous pouvons identifier schématiquement, au cours du processus naturel de la succession, 3 stades dynamiques distincts (déterminés pour la première fois dans la vallée du Danube par MARGL en 1973) :

Un stade pionnier à bois tendre (*Salici albae-Populetum nigrae*, Tuxen 31), de durée de vie courte (50

ans) colonise les milieux neufs découpés par les crues. Du fait de l'héliophilie extrême des plantules, seule la remise à nu du substrat permet la régénération de cette association.

Un stade post-pionnier à bois mixte (*Fraxino excelsiori-Populetum albae*, Jurko 58) de durée de vie moyenne de 100 à 150 ans, succède au stade précédent par l'introduction d'arbres capables de régénérer sous le couvert des Saules et des Peupliers noirs (*Ulmus minor* Mill., *U. laevis* Pall., *Populus alba* L., *Alnus glutinosa* L., *Prunus padus* L.). Le clonage intensif de ces espèces par rejet racinaire permet une complexification structurale, de même l'arrivée des grandes lianes ligneuses et de quelques espèces herbacées forestières assure un enrichissement floristique rapide de ce stade par rapport au précédent. Toutefois, ce stade est incapable de se reproduire in situ et évolue linéairement vers le stade dit terminal.

Le stade terminal à bois dur (*Quercus-Ulmetum minoris* Issl. 24) se forme progressivement par l'intégration d'arbres semi-sciaphiles, sociaux et longévifs. Les espèces des stades précédents restent présents, mais seulement par plages ou par individus isolés. Ce stade est d'évolution cyclique, se régénérant par phases. Cependant, il est fort probable qu'en conditions naturelles, la durée de vie moyenne du cycle sylvigénétique du stade intrazonal puisse atteindre 400 ans (CARBIENER & SCHNITZLER 1990). C'est à ce stade que la forêt alluviale rhénane atteint la plus grande richesse floristique (160 espèces dont 50 ligneuses indigènes, auxquelles s'ajoutent quelques espèces naturalisées). De nombreuses espèces ligneuses y atteignent leur optimum physiologique (*Prunus padus* L., *Crataegus monogyna* L., *Evonymus europaeus* L., *Prunus spinosa* ssp. *fruticans* (Weih.) Rouy & Cam., *Clematis vitalba* L., *Hedera helix* L.). La complexité de la structure spatiale forestière, avec une imbrication extrême des strates (jusqu'à 8 strates), des lianes et des phases de la mosaïque sylvigénétique, se joint à la complexité du déroulement phénologique (3 synusies se succèdent dans l'année). L'établissement d'un partage optimal de la lumière et des nutriments est ainsi obtenu (TRÉMOLIÈRES *et al.* 1988, SANCHEZ-PÉREZ *et al.* 1991, WEISS *et al.* 1991). La forêt rhénane terminale offre une image de forêt dense, riche en cohabitations interspécifiques « coopératives », ce qui est un phénomène unique en Europe tempérée (CARBIENER 1970 & 1974).

Chacun des principaux stades de la succession rhénane comprend plusieurs groupements végétaux réunis en associations ou sous-associations, qui s'établissent selon les conditions stationnelles locales de texture et d'hydrophilie. Dans un certain nombre de cas d'ailleurs, lorsque le sol n'a pas été découpé ou que des souches y ont été maintenues par exemple, la succession démarre directement à partir d'un stade post-pionnier de composition floristique très proche du stade terminal (CARBIENER 1989). Il en résulte un foisonnement de successions dynamiques possibles, de la succession hygrophile à la succession méso-

phile (SCHNITZLER 1988). Par ailleurs, ces différents stades s'agencent de façon complexe à l'intérieur du complexe alluvial de l'hydrosystème rhénan. Il en résulte une mosaïque spatiale très changeante liée à la durée de vie de chacun des stades et aux aléas de la dynamique fluviale.

INTERACTIONS ENTRE LES DIFFÉRENTS COMPARTIMENTS

Processus et mécanismes physico-chimiques et biogéochimiques.

Cycle des phosphates. — Les phosphates sont rapidement insolubilisés en milieu calcaire par précipitation sous forme de phosphate tricalcique évoluant vers des minéraux de type hydroxyapatites. De ce fait ils sont peu « bio-disponibles » en milieu alluvial rhénan calcimorphe, alors qu'ils constituent des éléments biogènes majeurs pour la nutrition des végétaux. Dans la forêt alluviale inondable, ils sont actuellement toujours en excès grâce à l'apport exogène par les eaux de crue du Rhin du fait de la forte charge phosphatée du fleuve. Le recyclage efficace et très rapide par la végétation contribue également à l'apport de phosphore. Cependant la charge phosphatée du fleuve qui dépassait avant 1987, les 0,1 mg.l⁻¹ de P soluble des phosphates et plus de 0,2 mg.l⁻¹ de P des apatites insolubles en suspension (GOLTERMAN & MEYER, 1985) a été abaissée depuis, à 0,05 mg/l de P soluble des phosphates par suite des mesures de prévention prises en Suisse.

La fraction soluble est en outre facilement retenue par les colloïdes du sol, ce qui explique, de pair avec l'absorption racinaire, qu'on en retrouve assez peu, voire pas du tout dans l'eau de la nappe sous les forêts alluviales les plus développées (SANCHEZ-PÉREZ *et al.*, 1991).

Les « filtrats rhénans » contaminent les eaux phréatiques, ce qui explique l'eutrophisation marquée de tous les cours d'eau de la frange rhénane. Ces filtrats constituent ainsi une source supplémentaire de phosphates pour l'écosystème alluvial rhénan.

Régulation du pH. — Le pH de l'eau est régulé par le système CO₂/bicarbonate/carbonates. Il est remarquablement stable dans les eaux du secteur étudié, de l'ordre de 7-8. A ce pH les carbonates sont insolubles et seule persiste la forme bicarbonate soluble. Cependant sous certaines conditions, par exemple de fort ensoleillement, en période photosynthétique intense, le pH des eaux augmente jusqu'à une unité : les bicarbonates, utilisés par les plantes comme source de CO₂, sont décomposés en hydroxydes de calcium (qui provoquent l'augmentation du pH) et anhydride carbonique. Ceci a pour effet d'exalter la toxicité de l'ammoniac, cent fois plus toxique à l'état NH₃ non dissocié (abondant dans les eaux basiques) qu'à l'état d'ion NH₄⁺.

Flux d'azote dans les sols alluviaux. — L'azote minéral sous forme ammoniacale est retenu sur les colloïdes argilo-humiques des sols. Sous forme nitrrique, il est facilement lessivé et entraîné vers la nappe, s'il n'est pas immobilisé par les microorganismes et/ou assimilé par les plantes. Dans les conditions d'anaérobiose (absence d'oxygène) des sols « hydromorphes » c'est-à-dire de sols peu poreux ennoyés par la nappe (cas peu fréquent le long du Rhin), l'azote nitrrique est réduit par dénitrification en composés gazeux, ammoniacque, oxydes d'azote et azote (PINAY & LABROUE 1985, PINAY & DÉCAMPS 1988). Ces conditions sont réalisées lors des périodes de crue inondante (15 jours/an) : les eaux de crue saturant les sols et les privent d'oxygène, ce qui génère un milieu réducteur favorable à la dénitrification. En dehors de ces épisodes, les sols alluviaux rhénans sont assez peu dénitrifiants, comme on le verra plus loin.

Influence de la forêt alluviale sur la qualité de la nappe

Le travail a débuté en Septembre 1988. Depuis cette date il n'y a eu que deux périodes inondantes (Décembre 1988, avec un débit maximal instantané de 2490 m³.s⁻¹ et Février 1990, époque exceptionnelle pour une crue du Rhin avec un débit maximal instantané de 3700 m³.s⁻¹). Le premier épisode a produit une remontée de nappe et très peu de débordement, tandis qu'au cours du deuxième épisode la quasi totalité de l'île a été inondée avec une lame d'eau moyenne de 1 m de hauteur.

La composition chimique de l'eau de la nappe est suivie tous les mois dans 24 points de contrôle et dans 5 points toutes les deux semaines. L'eau de la nappe est beaucoup plus chargée en HCO₃⁻ (200 - 600 mg.l⁻¹). Ca⁺⁺ (70 - 180 mg.l⁻¹), Cl⁻ (50 - 200 mg.l⁻¹) et Na⁺ (30 - 110 mg.l⁻¹) que l'eau du Rhin (HCO₃⁻=130 - 190 mg.l⁻¹ ; Ca⁺⁺= 40 - 70 mg.l⁻¹ ; Cl⁻=20 - 200 mg.l⁻¹ ; Na⁺⁺= 20 - 150 mg.l⁻¹). Ces concentrations plus élevées sont le résultat d'un équilibre avec la partie fine des sols (limons riches en calcaire actif) et de la pollution chlorurée sodique.

En revanche, les concentrations en N-NO₃⁻, P-PO₄⁻ et K⁺ dans la nappe sont plus faibles que celles du Rhin. Ces composés suivent une évolution directement liée au développement de la végétation : les plus faibles concentrations sont observées à la fin de l'été, dans la forêt alluviale terminale (la plus dense, la plus structurée et la plus riche en espèces ligneuses) (Fig. 3). Les concentrations en N-NO₃⁻ sont fortement liées au fonctionnement hydrologique du secteur. Ainsi lorsqu'une remontée de nappe se produit, on constate une nette augmentation qui peut atteindre les 12 mg.l⁻¹ de N-NO₃⁻. Lorsque la nappe revient à son niveau initial, elle présente des teneurs en nitrates très faibles. Ceci montre l'intensité de la nitrification dans les sols alluviaux, compensée par une assimilation racinaire probablement quasi totale.

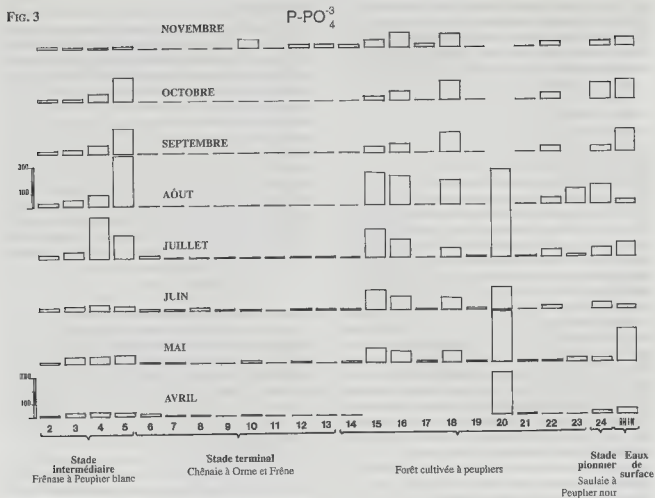


FIG. 3 — Évolution spatio-temporelle des teneurs en nitrates et en phosphates dans les eaux souterraines sous forêt alluviale
Space-time evolution of nitrate and phosphate amounts in the groundwater under the alluvial forest

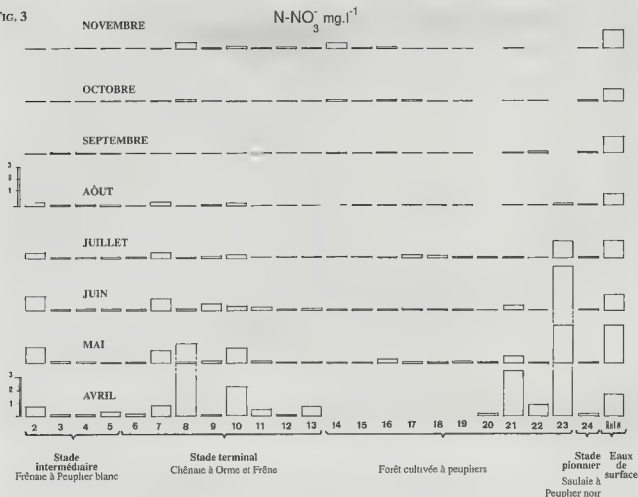
Lors de la crue de débordement du fleuve, l'eau de la nappe qui avait des faibles teneurs en P-PO_4^{3-} ($5 - 30 \mu\text{g.l}^{-1}$) et N-NO_3^- ($0.03 - 1 \text{ mg.l}^{-1}$) a été alors mise en contact avec l'eau du Rhin. On a mesuré dans les eaux de crue des teneurs en P-PO_4^{3-} de 70 à $110 \mu\text{g.l}^{-1}$ et de 1.5 à 2.25 mg.l^{-1} de N-NO_3^- , ce qui représente pour une lame moyenne d'eau de 1 m de hauteur un apport de 0.8 Kg.ha^{-1} de P-PO_4^{3-} et 19.6 kg.ha^{-1} de N-NO_3^- . Après le retrait des eaux, dans les secteurs contenant les eaux résiduelles d'inondation, les teneurs en P-PO_4^{3-} atteignaient les $180 \mu\text{g.l}^{-1}$, teneurs nettement supérieures à celles du Rhin (Fig. 4). Alors que les phosphates ont été fortement retenus au niveau du sol (l'eau de la nappe n'en contenait pas), les nitrates se sont retrouvés dans la nappe presque intégralement avec cependant une évolution variable en fonction des caractéristiques topographiques et texturales des sols : décroissance des teneurs en quelques jours pour les zones les plus basses à texture fine par dénitrification probable-

ment, et décroissance en quelques semaines pour les points plus élevés (terrasses) et à texture sableuse (début d'assimilation racinaire ? Le printemps a été exceptionnellement précoce). Lorsqu'une inondation intervient au cours d'une période de repos végétatif (il est très rare d'enregistrer une crue du Rhin en Février), l'anion nitrate, ion sans affinité pour les colloïdes, passe dans la nappe par suite de la faiblesse de la dénitrification en milieu rhénan où ce processus reste localisé dans l'espace (substrats fins) et dans le temps (crues inondantes).

Rôle des inondations dans la nutrition des plantes et biodisponibilité du Phosphore

Cette étude a été réalisée sur la base d'analyses foliaires : six espèces communes à toutes les stations, le Chêne pédonculé (*Quercus robur* L.), le Frêne (*Fraxinus excelsior* L.), le Cornouiller sanguin (*Cornus sanguinea* L.), le Lierre (*Hedera helix* L.) et deux

FIG. 3



espèces herbacées, la Circée de Paris (*Circaea lutetiana* L.) et l'Ail des ours (*Allium ursinum* L.) ont été choisies. Les feuilles ont été récoltées en conditions comparables de situation et exposition et à différents stades de maturité, et analysées pour leur teneur en P et N.

Le site de Rhinau s'avère être un des sites les plus fertiles puisqu'il bénéficie d'un apport substantiel d'éléments minéraux par les eaux de débordement du Rhin, durant les périodes d'inondation, lesquelles se produisent pendant la pleine saison de végétation. Cet apport compense l'effet de blocage du phosphore dans les conditions de pH basique des sols alluviaux rhénans riches en « calcaire actif ».

Les espèces choisies se comportent de manière différente selon la nature du site, rhénan ou ellan, ce qui montre des réponses adaptatives (phénotypique). Ainsi dans le site rhénan inondable qui intéresse cette étude, chêne, frêne et cornouiller accumulent peu de réserves phosphorées (6 à 24 % du poids sec) au moment de la chute des feuilles (comportement de gaspillage, exprimant la suralimentation en P du site, comportement qu'on ne retrouve pas dans les stations non inondées externes à la

digue de hautes eaux) (TAB. II). Au printemps, ces arbres assimilent rapidement le phosphore du sol puisqu'on en retrouve de fortes quantités dans les feuilles vertes.

A l'inverse, le lierre économise le phosphore par stockage avant la chute des feuilles (environ 50 %). Corrélativement l'absorption printanière est relativement faible à partir des sols

Une étude en cours concernant le transfert des éléments minéraux (N, P, K) des organes aériens vers les organes de stockage (translocation) chez des ligneux poussant en site inondable (cas de l'île de Rhinau) et non inondable confirme en partie les résultats précédents. Ainsi les feuilles sénescentes d'Orme champêtre, de Noisetier et de Frêne poussant dans le site inondable contiennent davantage de N et P que celles ayant poussé en site non inondable. Mais ces résultats sont provisoires et restent à confirmer.

La litière fournie au sol à l'automne, toutes espèces confondues dans le cas de la forêt terminale des stations humides du centre de l'île (forêt la plus développée de l'écosystème), est d'environ 4 t.ha^{-1} dont $0,8$ à 1 t.ha^{-1}

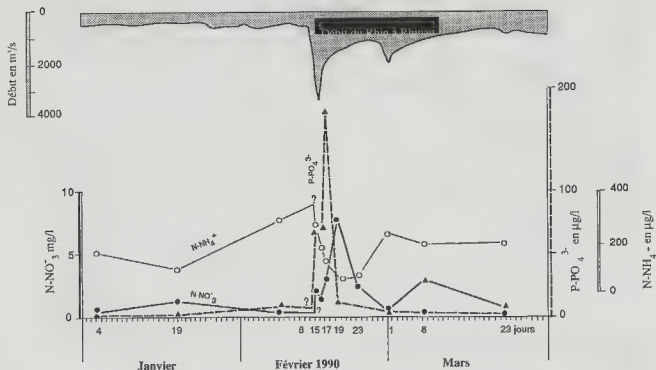


FIG. 4. — Évolution des concentrations en P-PO_4^{3-} , N-NH_4^+ et N-NO_3^- de l'eau de la frange superficielle de la nappe phréatique lors d'un épisode de crue inondante. *Evolution of the phosphate, ammonia and nitrate nitrogen in the groundwater during a flood episode*

TABLEAU II. — Teneurs en phosphore des feuilles récoltées à différents stades de végétation dans 3 stations rhénanes (site 1, île de Rhinau, inondable, sites 2 et 3 non inondables) : P exprimé en % du poids sec. M : moyenne de trois données, std : écart-type.

Phosphorus amounts of leaves harvested at different vegetation period in three Rhine sites (site 1, Rhinau island, flooded, site 2 and 3 not flooded) : P expressed in % dry weight. M : mean of 3 data, std : standard deviation

CHENE	Septembre 87-88-89		Automne 87-88-89		Mai 88	Mai 89	Juin 89	Août 89
	M	Std	M	Std				
Rhinau	0,19	0,04	0,13	0,02	0,42	0,39	0,21	0,19
Breitsand	0,17	0,01	0,08	0,02	0,31	0,46	0,18	
Dachsenkopf	0,13	0,03	0,05	0,02	0,30	0,46	0,15	0,15
FRENE								
Rhinau	0,16	0,01	0,12	0,03	0,36	0,38	0,27	0,14
Breitsand	0,14	0,02	0,08	0,03	0,33	0,66	0,16	0,15
Dachsenkopf	0,11	0,02	0,05	0,01	0,27	0,46		0,11
CORNOUILLE								
Rhinau	0,19	0,02	0,15	0,01	0,30	0,29	0,20	0,17
Breitsand	0,14	0,01	0,11	0,03	0,30	0,33	0,20	0,16
Dachsenkopf	0,14	0,01	0,10	0,02	0,29	0,40	0,17	0,14
LIERRE								
Rhinau	0,23	0,06	0,10	0	0,37	0,33	0,27	0,20
Breitsand	0,18	0,03	0,08	0,02	0,38	0,37	0,20	0,20
Dachsenkopf	0,13	0,01	0,07	0,01	0,27	0,29	0,12	0,12

pour le Chêne, 1 à 2 t.ha⁻¹ pour le Frêne, 0,08 à 0,09 t.ha⁻¹ pour le Lierre, 0,02 à 0,03 pour le Cornouiller, ce qui revient à apporter environ 3 kg Pha⁻¹ par l'intermédiaire de ces espèces contre 0,8 kg.ha⁻¹ apportés par les eaux de crue de février 1990 (*cf supra*).

La litière et les eaux d'inondation apportent ainsi régulièrement au sol des fertilisants propices à la croissance et au développement des arbres en forêt alluviale, ce qui expliquerait du moins en partie la haute productivité de ces forêts. Ces apports annuels assurent une certaine compensation des carences en phosphore précipité en milieu carbonaté calcaire.

Mais les interactions entre espèces typiques des écosystèmes forestiers « développés » jouent aussi un rôle important. Les espèces herbacées et les espèces ligneuses dominées ont un rôle fondamental dans la restitution d'éléments fertilisants, par le jeu des complémentarités des cycles dans l'espace et dans le temps. A cet égard une étude sur le lierre (TRÉMOLIERES *et al.*, 1988) à phénologie décalée par rapport aux autres espèces (floraison en automne, fructification en Avril, chute maximale des feuilles en Juin) montre la complémentarité des cycles biogéochimiques entre espèces dites dominées (comme le Lierre ou le Cornouiller) et espèces dominantes comme le Chêne ou le Frêne.

ASPECTS DU FONCTIONNEMENT DES COMPARTIMENTS ALLUVIAUX AQUATIQUES ET TERRESTRES

Rétroactions végétation aquatique-qualité des eaux en fonction des compartiments aquatiques

Les écosystèmes aquatiques connectés au fleuve. —

Les résultats obtenus, basés sur des séries de mesures encore limitées, ont valeur d'orientation

■ Le Canal d'Alsace, milieu écologique presque fermé et artificialisé, est quasi dépourvu de macrophytes. Les valeurs de la trophie et de la charge organique (DCO) évoluent peu au cours du transfert amont-aval.

■ Dans le Vieux-Rhin, déjà colonisé par une population de macrophytes, s'ébauche un processus d'amélioration de la qualité de l'eau (FIG. 5). Les teneurs en éléments eutrophisants et la charge en matière organique sont plus faibles que dans le Rhin canalisé, et varient de façon tout à fait nette au cours du transfert amont-aval, avec notamment une diminution de 15 % en moyenne du taux de N-NH₄⁺ à 1200 m en aval du barrage pour le Vieux-Rhin. A 5000 m, on observe des teneurs en ammoniac et phosphates très élevées, valeurs explicables par des apports d'eaux eutrophes en provenance du Canal Léopold des infiltrations d'eau du Canal d'Alsace ?

Cette amélioration de la qualité de l'eau se traduit par l'apparition et le développement d'une végétation eutrophe et mésosaprobe de plantes vasculaires (*Lemno-Spirodeletum polyrrhizae*, W Koch 54 en Müll et Gürs 60 ;

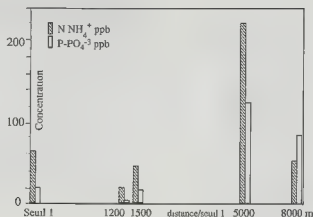


FIG. 5. — Évolution spatiale des teneurs en N-NH₄⁺ (µg.l⁻¹), P-PO₄³⁻ (µg.l⁻¹) et DCO (mg O₂/l) dans le Vieux-Rhin (teneurs moyennes pour la saison de végétation 1989)

Space evolution of amounts in N-NH₄⁺ (µg.l⁻¹), P-PO₄³⁻ (µg.l⁻¹) and COD (mg O₂/l) in the Old Rhine (mean for the vegetation season in 1989).

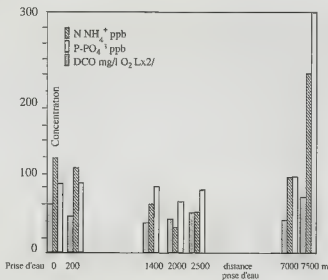


FIG. 6. — Évolution spatiale des teneurs en N-NH₄⁺ (µg.l⁻¹), P-PO₄³⁻ (µg.l⁻¹) et DCO (mg O₂/l) dans le Schaffheue (teneurs moyennes pour la saison de végétation 1989).

Space evolution of amounts in N-NH₄⁺ (µg.l⁻¹), P-PO₄³⁻ (µg.l⁻¹) and COD (mg O₂/l) in the Schaffheue (mean for the vegetation season in 1989)

Elodea nuttallii St John ; *Potamogeton pectinatus* L., ce dernier étant résistant aux pollutions organiques), aux dépens de fleurs d'eau algales qui dominent là où l'eau est plus chargée en phosphore et ammoniac.

Enfin, un étang du lit mineur du Vieux-Rhin formé à l'arrière d'un banc de graviers présente un cas particulier. La végétation macrophytique pauvre en espèces est essentiellement constituée par des plantes ubiquistes telles que *Callitriche obtusangula*. Le Gall et *Potamogeton pectinatus* L. (cette dernière est susceptible de prolifération monospécifique dans les eaux mésosaprobies et très

eutrophes). En période estivale la surface est entièrement recouverte par des algues comme *Hydrodictyon reticulatum*, *Enteromorpha* gr. *intestinalis*, *Cladophora crispata*, espèces d'algues des eaux très eutrophes, voire saprobes.

■ Les bras tressés forestiers montrent des capacités d'auto-épuration et (ou) de rétention d'eutrophisants, exaltées en saison de végétation où elles deviennent remarquables (jusqu'à 70 % de diminution des teneurs en N-NH_4^+ en 1988 et 1989, et de 30 à 40 % de diminution des taux de P-PO_4^{3-} au cours des deux premiers kilomètres du Schaftheu, FIG. 6). On observe une augmentation des teneurs en ammoniacale et phosphates à partir de 2500 m après la prise d'eau (augmentation explicable par des infiltrations en provenance du Rhin).

Sept groupements floristiques, regroupant 50 plantes vasculaires (TAB. III), ont été différenciés en 1989 (année particulièrement favorable à la suite, notamment, de l'absence d'inondation apportant des eaux hyper-eutrophisées) alors que trois groupements floristiques regroupant 24 plantes vasculaires ont été distingués en 1988 (deux crues submergeantes, dont l'une en mars-avril).

L'augmentation de la richesse floristique des groupements de végétation aquatique en 1989 par rapport à 1988 est à relier avec l'amélioration globale de la qualité de l'eau, et plus particulièrement à une diminution de la pollution organique, suite aux efforts d'épuration progressant en Suisse depuis 1987. Ainsi, les mesures législatives prises en Suisse en 1986 (interdiction des phosphates dans les lessives, déphosphatation en station d'épuration) commencent à porter leurs fruits : les teneurs en phosphates solubles des eaux du Rhin ont été réduites de moitié, mais les effets d'hystérésis par suite de la fixation du P dans les sédiments ralentissent l'amélioration de la qualité de l'eau.

Les sept groupements identifiés en 1989 sur l'ensemble des écosystèmes aquatiques étudiés ont pu être ordonnés selon un gradient de réduction de la charge eutrophisante et de diminution de la charge en matières organiques. Ce gradient correspond donc à un passage progressif d'eaux hyper-eutrophes (se caractérisant par une extrême pauvreté spécifique en macrophytes aquatiques et une biomasse faible avec des taux de $\text{N-(NH}_3\text{-NH}_4^+)$ et P-PO_4^{3-} dépassant 0,1 mg.l⁻¹) vers des eaux épurées, isolées et éloignées du fleuve et de ses influences. Ces eaux tendent à la mésotrophie et l'oligosaprobie, voire même à une oligotrophie temporaire (taux d'azote ammoniacal et d'orthophosphates inférieurs à 0,02 à 0,03 mg.l⁻¹), caractérisées alors par des tapis de Characées et la présence de Najas. Les groupes floristiques intermédiaires (eaux eutrophes mais méso-oligo à oligosaprobies) correspondent aux cours tressés forestiers

Des perturbations favorables (apports phréatiques accentuant ce processus d'amélioration par dilution) ou défavorables (apports hyper-eutrophisants provenant des effluents d'un canal allemand ou des « fuites » du Canal

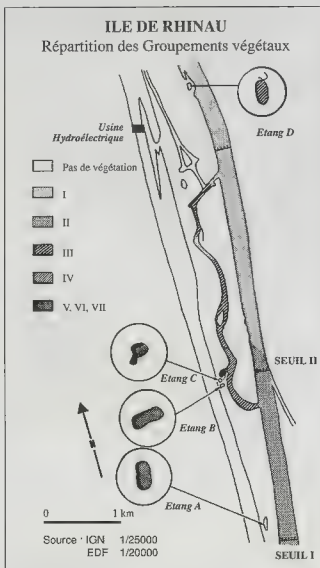


FIG. 7. — Répartition des groupements végétaux aquatiques dans les systèmes connectés ou non au Rhin. Les chiffres romains correspondent aux associations présentées dans le tableau III.

Distribution of aquatic macrophyte communities in the systems connected or not to the Rhine. The roman numbers correspond to the communities of the table III.

d'Alsace alimentant le lit du Schaftheu) sont étonnamment traduites par des variations dans la composition floristique des groupements végétaux, variations corroborées par des variations de la chimie des eaux (FIG. 7).

Les sources phréatiques. — Les « sources » phréatiques (drains naturels de la nappe), malgré une potentielle contamination par les « filtrats rhénans », présentent des tendances à la mésotrophie et un gradient de « décontamination » lorsqu'on s'éloigne du lit du Vieux-Rhin ou du Rhin canalisé. En effet certaines d'entre elles extériorisent des flux de nappe d'origine

Strate
arborescente

SALIX	alba [L.]	V ³	IV ¹	IV ⁺
POPULUS	nigra [L.]	V ²	V ²	IV ⁺
ALNUS	incana [Moench]	I ¹	V ²	I ⁺
FRAXINUS	excelsior [L.]	I ⁺	V ²	V ⁴
QUERCUS	robur [L.]	I ¹	IV ¹	V ²
ULMUS	minor [L.]	I ⁺	III ¹	V ²
FRAXINUS	pedunculata [L.]	I ⁺	III ¹	V ²
MALUS	sylvestris [MIL.]		III ¹	III ¹
ALNUS	glutinosa [L.] Gaertn.		III ¹	III ¹
ULMUS	laevis [Pohl.]		I ⁺	I ⁺
ULMUS	glabrus [Huds.]		I ⁺	I ⁺
ACER	saccharinum [L.]		I ⁺	I ⁺
POPULUS	alba [L.] (2)	V ²	V ²	V ²
BETULA	pendula [Zinn.]	I ¹	III ¹	III ¹
ACER	pseudoplatanus [L.]	I ⁺	III ¹	III ¹
ACER	negundo [L.] (3)		I ¹	I ¹
ACER	platanoides [L.]		I ¹	I ¹
TILIA	cordata [Mill.] (3)		II ¹	II ¹
JUGLANS	regia [L.] (3)		I ⁺	I ⁺
CARFENUS	bestula [L.] (3)		I ⁺	I ⁺
ROBINIA	pseudacacia [L.]	II ⁺	I ⁺	I ⁺
FAGUS	sylvatica [L.]		I ⁺	I ⁺

Lianes ligneuses

CLEMATIS	vitalba [L.]		II ⁺	IV ¹
HEDERA	helix [L.]	I ⁺	I ⁺	V ²

Strate arbutive

SALIX	cinerea [L.]	II ⁺		
SALIX	caprea [L.]	I ⁺		
POPULUS	alba [L.]	II ⁺		
POPULUS	trichocarpa [L.]	I ⁺		
SALIX	negundo [L.]	II ⁺		
SALIX	purpurea [L.]	III ⁺	I ⁺	
SALIX	alba [L.]	III ⁺	I ⁺	
SALIX	oleagosa [Scop.]	II ⁺	I ⁺	
BETULA	pubula [Huds.]	II ⁺		
HEMULUS	lupulus [L.]	II ⁺		
HEDERA	helix [L.]	I ⁺		
RUBUS	cuneus [L.]	V ²		
FRAXINUS	pedunculata [L.]	II ⁺		
CRATAEGUS	monogyna [L.] Jacq.	II ⁺		
PRUNUS	fruticosa [Westw.]	I ⁺		
CORYLUS	avellana [L.]	I ⁺		
LONICERA	xylosteum [L.]	I ⁺		
LEGRUMINUM	vulgare [L.]	I ⁺		
EVONYMUS	europaeus [L.]	I ⁺		
VIBURNUM	opulus [L.]	I ⁺		
FRAXINUS	excelsior [L.]	I ⁺		
CORYLUS	negundo [L.]	V ²		
ULMUS	sp. [L.]	IV ²		
SAMBUCUS	nigra [L.]	II ⁺		
QUERCUS	robur [L.]	I ⁺		
ALNUS	incana [Moench]	I ⁺		
ROSA	cannabina [L.]	I ⁺		
Berberis	vulgaris [L.] (3)	I ⁺		
VIBURNUM	laurum [L.] (3)	II ¹		
CORNUS	mas [L.] (3)	II ²		

Strate herbacée

SOLIDAGO	virgaurea [L.]	IV ²	III ⁺	III ⁺
PIGALLIS	maritima [L.]	II ⁺	I ⁺	I ⁺
IMPATIENS	officinalis [L.]	II ⁺	II ¹	IV ⁺
CAREX	scirpoides [L.]	II ⁺	II ¹	III ¹
CARDAMINE	flexuosa [L.]	II ⁺	I ⁺	I ⁺
TRIFOLIUM	pratense [L.]	II ⁺	II ⁺	II ⁺
EUPATORIUM	hyssopifolium [L.]	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ASTRAGALUS	gemma [L.]	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CERASTIUM	arvense [L.] Scop.	I ⁺	I ⁺	I ⁺
POSETICUM	avenae [L.]	I ⁺	I ⁺	I ⁺
RANUNCULUS	repens [L.]	I ⁺	I ⁺	I ⁺
BRACHYPODIUM	calcaratum [L.]	I ⁺	I ⁺	I ⁺
VICIA	cracca [L.]	I ⁺	I ⁺	I ⁺
PIRACANTHA	officinalis [L.]	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CERASTIUM	arvense [L.]	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CONVALLARIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ARUM	maculatum [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
POLYGONATUM	multiflorum [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ALLIUM	trisetum [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ANEMONE	hepatica [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ADONIS	verna [L.] Huds. (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
PICARIA	verna [L.] Huds. (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ANGELICA	silvestris [L.]	I ⁺	I ⁺	I ⁺
PISTIACA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CIRCAEA	palustris [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
STACHYS	geraniifolia [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CARDAMINE	flexuosa [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
VICIA	cracca [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
BRACHYPODIUM	calcaratum [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ALLIUM	trisetum [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
IMPATIENS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
IMPATIENS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CAREX	scirpoides [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CEBUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
QUERCUS	robur [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GLICHOMA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GALIUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
URTICA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
POA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
SCROFULARIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DIPOPTERIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DESCHAMPSIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
VALERIANA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ADONIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
PIRACANTHA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CEBUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
QUERCUS	robur [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GLICHOMA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GALIUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
URTICA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
POA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
SCROFULARIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DIPOPTERIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DESCHAMPSIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
VALERIANA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ADONIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
PIRACANTHA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CEBUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
QUERCUS	robur [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GLICHOMA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GALIUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
URTICA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
POA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
SCROFULARIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DIPOPTERIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DESCHAMPSIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
VALERIANA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ADONIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
PIRACANTHA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CEBUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
QUERCUS	robur [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GLICHOMA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GALIUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
URTICA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
POA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
SCROFULARIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DIPOPTERIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DESCHAMPSIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
VALERIANA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ADONIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
PIRACANTHA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CEBUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
QUERCUS	robur [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GLICHOMA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GALIUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
URTICA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
POA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
SCROFULARIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DIPOPTERIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DESCHAMPSIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
VALERIANA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ADONIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
PIRACANTHA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CEBUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
QUERCUS	robur [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GLICHOMA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GALIUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
URTICA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
POA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
SCROFULARIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DIPOPTERIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DESCHAMPSIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
VALERIANA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ADONIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
PIRACANTHA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CEBUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
QUERCUS	robur [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GLICHOMA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GALIUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
URTICA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
POA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
SCROFULARIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DIPOPTERIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DESCHAMPSIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
VALERIANA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ADONIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
PIRACANTHA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CEBUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
QUERCUS	robur [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GLICHOMA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GALIUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
URTICA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
POA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
SCROFULARIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DIPOPTERIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DESCHAMPSIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
VALERIANA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ADONIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
PIRACANTHA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CEBUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
QUERCUS	robur [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GLICHOMA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GALIUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
URTICA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
POA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
SCROFULARIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DIPOPTERIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DESCHAMPSIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
VALERIANA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ADONIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
PIRACANTHA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CEBUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
QUERCUS	robur [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GLICHOMA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GALIUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
URTICA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
POA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
SCROFULARIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DIPOPTERIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DESCHAMPSIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
VALERIANA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
ADONIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
PIRACANTHA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
CEBUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
QUERCUS	robur [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GLICHOMA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
GALIUM	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
URTICA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
POA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
SCROFULARIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DIPOPTERIS	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I ⁺
DESCHAMPSIA	officinalis [L.] (4)	I ⁺	I ⁺	I

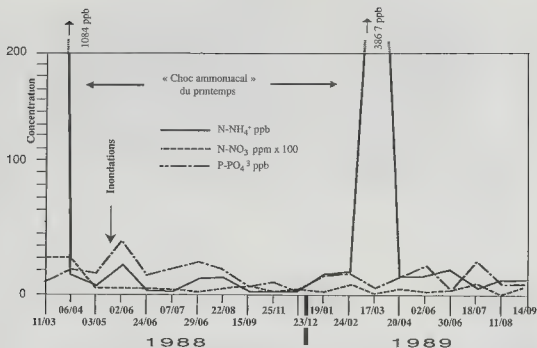


Fig. 8 — Évolution temporelle des teneurs en $N-NH_4^+$ ($\mu g\ l^{-1}$), $P-PO_4^{3-}$ ($\mu g\ l^{-1}$) et $N-NO_3$ ($mg\ l^{-1}$) dans un étang.
Time evolution of amounts in $N-NH_4^+$ ($\mu g\ l^{-1}$), $P-PO_4^{3-}$ ($\mu g\ l^{-1}$) and $N-NO_3$ ($mg\ l^{-1}$) in a pond

occidentale, peu influencés par les « filtrats rhénans » : on y remarque une baisse des teneurs en $P-PO_4^{3-}$ et $N-NH_4^+$ mais une hausse significative des nitrates, en effet la nappe « occidentale » est plus polluée par les nitrates d'origine agricole mais moins par les phosphates.

Les écosystèmes aquatiques déconnectés du fleuve. —

Les « isolats » de l'île de Rhinau, formant des petits étangs souvent très riches en macrophytes, sont sujets périodiquement à des perturbations très eutrophisantes lors des épisodes de crue submergeante du Rhin (Fig. 8). Leurs eaux présentent en dehors de ces périodes des teneurs assez faibles pour les paramètres fondamentaux de la trophie et tendent même vers l'oligotrophie en été, par auto-épuration intense par l'exubérante biomasse de plantes qui les occupent presque en totalité. Outre d'épais tapis de Characées (comme c'est le cas dans les isolats situés en dehors de l'île, avec *Chara fragilis*, espèce mésotrophe), figurent des espèces comme *Lemna trisulca* L. (espèce des eaux mésotrophes mais exemptes de pollution organique) et *Elodea canadensis* Michaux fil. (espèce d'Élodée devenue la moins eutrophe sous la pression de la compétition de deux autres espèces du genre nouvellement envahissantes, *Elodea nuttallii* St John, *Elodea ernstae* St John).

Évolution des successions forestières après les grands travaux hydrauliques (1960)

Sur l'île de Rhinau, l'ensemble des stades décrits précédemment ne couvre pas toute la gamme des types de successions rhénanes. Nous ne retrouvons donc pas ici la totalité de la richesse dendrologique de l'association du *Quercus-Ulmum*, avec 17 arbres sur 30 et 10 arbustes sur 26. Ainsi, les stades pionniers et post-pionniers sont du type mésohygrophile à mésophile, à la différence du stade terminal rencontré au centre de l'île, qui appartient essentiellement à la sous-association la plus hygrophile (sous-association à *Impatiens* et *Ail des ours*). Il apparaît donc quelques discordances dans l'évolution floristique comparée des 3 grands stades présentés sur le tableau IV (cf notes 2, 3 et 4). Toutefois, les modifications structurales et floristiques d'un stade à l'autre apparaissent très clairement sur ce tableau. La canopée des stades pionniers est bien plus ouverte que celle des stades suivants (le recouvrement passe de 30 % à 80 %), ce qui explique la richesse en arbustes (nombreuses espèces de Saules et de Peupliers), en lianes herbacées (*Humulus lupulus* L., *Clematis vitalba* L., *Hedera helix* L.) et en hautes herbes (mégaphorbiaies à Solidages, à Orties, à *Impatiens* glanduleuses). À l'inverse, les stades suivants s'enrichissent en arbres (*Quercus robur* L., *Ulmus minor* L., *Fraxinus excelsior* L., *Malus*

syvestris Mill., *Acer* sp.). La composition arbustive et herbacée se modifie également au profit d'espèces forestières (*Prunus padus* L., *Evonymus europaeus* L., *Lonicera xylosteum* L., *Stachys sylvatica* L., *Carex sylvatica* L., *Impatiens noli-tangere* L.). L'enrichissement en colloïdes argilo-humiques du sol permet l'arrivée des géophytes, dès le stade post-pionnier (*Paris quadrifolia* L., *Convallaria maialis* L., *Polygonatum multiflorum* All., *Anemone nemorosa* L., *Ficaria verna* L., *Asarum europaeum* L.), ainsi que celle des lianes ligneuses (*Hedera helix* L., *Clematis vitalba* L.), qui atteignent la canopée haute.

Le stade terminal de l'île appartient aux très rares reliques forestières rhénanes encore fonctionnelles. Le maintien des inondations estivales explique la hauteur remarquable de la canopée (25-30 m pour le chêne, le frêne et le peuplier blanc), et la vigueur de certains éléments arborescents. Notons que l'agencement spatial de ce stade est fortement influencé par les interventions humaines, puisque l'essentiel de ce stade correspond à une phase de maturité de sa mosaïque sylvigénétique. Les autres phases de ce stade (senescence et mort) sont rares, par suite de prélèvements, jusqu'à une date récente, des arbres malades ou morts. En revanche, les phases de jeunesse y sont bien représentées (1/5 à 1/4 de la surface), grâce à la mort massive d'un élément essentiel de la canopée, l'orme, mort causée par l'épiphyte de graphiose. Peuplier blanc, frêne, saule blanc, peuplier noir et clématite ont ainsi colonisé des trouées de différentes dimensions. C'est à cause de cette épiphytie que la forêt rhénane maintient encore sa richesse dendrologique et sa structure étagée : les trouées faites par les ormes reproduisant celles infligées à la forêt par les grandes crues du Rhin.

CONCLUSION

Les travaux en cours confirment l'exceptionnelle efficacité des complexes d'écosystèmes alluviaux dans la protection des ressources en eau de qualité. Là où son fonctionnement hydrologique se rapproche tant soit peu des conditions naturelles (forts battements de nappe, inondations) et s'effectue au contact d'une forêt alluviale diversifiée, il régénère les eaux souterraines malgré l'intensité de l'altération de la qualité des eaux du fleuve. Ces eaux qui transitent parallèlement au fleuve dans un réseau hydrographique forestier complexe subissent une auto-épuration amont-aval efficace, grâce au développement d'une végétation aquatique riche et diversifiée.

La végétation de macrophytes aquatiques se révèle un outil de diagnostic efficace : fonction quantifiable de bioindication de la trophie, fonction d'indicateur de perturbations hydrologiques dans un milieu complexe, partiellement saprobie et hyper eutrophe à l'origine : la végétation traduit parfaitement les étapes de

l'auto-épuration et l'évolution de la charge eutrophisante (à la baisse, d'amont en aval).

L'apport d'eaux de crue fortement eutrophisées voire même polluées, contribue à l'enrichissement en nutriments de l'écosystème forestier alluvial. Ceci explique la forte productivité de ce type de milieu et pour partie sa richesse et sa diversité spécifique.

Ces résultats, qui devront être confirmés et approfondis par la poursuite des recherches en cours, démontrent l'intérêt des projets de « renaturation » du fleuve et de sa région riveraine. Une gestion écologique des zones inondables à reconstituer dans les forêts alluviales (les « polder ») permettra de réaliser un triple objectif :

■ Premièrement, la re-création de « vases d'expansion » pour les crues, très imprudemment détruits par la canalisation : ces zones riveraines restituées aux eaux d'inondation permettront de protéger contre les dangers de crues, les villes et les zones habitées de l'aval.

■ Deuxièmement, par une gestion conforme aux fonctionnements écologiques normaux, la renaturation de vastes zones inondables permettra de reconstituer une importante réserve d'eau souterraine de qualité (un fonctionnement « normal », c'est une périodicité régulière, annuelle, des inondations qui seule permet à l'écosystème d'être adapté avec un maximum d'efficacité). Au vu des graves menaces climatiques d'assèchement, la ressource « eau souterraine » sera tant sur le plan quantité que qualité, une des plus précieuses ressources du futur. Une zone inondable forestière constituée à cet égard un patrimoine inestimable.

■ Troisièmement, les forêts alluviales fonctionnelles et les écosystèmes aquatiques qui y sont associés représentent sur le plan biologique, par leur extraordinaire richesse de vie, inégalée en zone tempérée, un patrimoine biologique à valeur scientifique et culturelle extraordinaire. Au vu de l'énorme réduction de ce patrimoine en trente années d'imprévoyance, la préservation des îlots reliques représente un impératif absolu.

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont été réalisés avec le soutien financier de la société Sandoz et du Pnen Eau Alsace (programme interdisciplinaire de recherche en environnement soutenu par le CNRS et la région Alsace). Nous remercions le professeur BLANDIN pour la lecture critique du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- AMOROS C., ROUX A.-L., REYGROBELLET J.-L., BRAVARD J.-P. & PAUTOU G. 1987. — A method applied ecological studies of fluvial hydrosystems. *Regulated rivers*, 1, 17-36.
AMOROS C., BRAVARD J.-P., REYGROBELLET J.-L., PAUTOU G. & ROUX A.-L. 1988. — Les concepts d'hydrosystème et de secteur fonctionnel

- dans l'analyse des systèmes fluviaux à l'échelle des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, 19 : 531-542.
- BECKMAN F. 1984. — La dynamique d'une forêt alluviale rhénane et le rôle des laines. Colloques phytosociologiques, les forêts alluviales, Strasbourg 1980, IX, : 475-501.
- BLANDIN P. & LAMOTTE M. 1985. — Ecologie des systèmes et aménagement : fondements théoriques et principes méthodologiques. Pages 139-162 in LAMOTTE M. ed. : *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*. Masson, Paris, 175p.
- BRALN BLANQUET J.-P. 1964. — *Pflanzensoziologie Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer, Wien, New York 3^{me} ed., 865 p.
- BRGM-SGAL 1978. — Invasion des eaux rhénanes dans la nappe phréatique. Réf. 78, SGN SGAL - 0133.
- CARBIEN R. 1989. — *Etude de la recolonisation forestière en milieu alluvial rhénan des terres mises à nu par le chantier du canal d'Alsace. Apport à la compréhension de la dynamique forestière alluviale*. Mémoire de D.E.A., Université de Paris X - Orsay : 55 p.
- CARBIEN R. 1969. — Le grand Ried d'Alsace. Ecologie d'un paysage. *Bull. Soc. Industr. Mulhouse*, 734 : 15-44.
- CARBIEN R. 1970. — Un exemple de type forestier exceptionnel pour l'Europe occidentale : la forêt du lit majeur du Rhin au niveau du fossé rhénan. Intérêt écologique et biogéographique. Comparaison à d'autres forêts thermohygrophiles. *Vegetatio*, 20 : 97-148.
- CARBIEN R. 1974. — Die linksrheinischen Naturräume und Wälder der Schutzgebiete von Rhin und Daubensand (Frankreich) : eine pflanzensoziologische und landschaftsökologische Studie. In : Das Taubergessengebiet, *Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden Württembergs*, 7 : 439-535.
- CARBIEN R. 1981. — Der Beitrag der Hutplätze zur soziologischen und synökologischen Gliederung von Auen- und Feuchtwäldern. Ein Beispiel aus der Oberrheinebene. In : Berichte der Internationalen Symposium der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde. *Syntaxonomie (Vaduz)* : 497-531.
- CARBIEN R. 1983. — Le Grand Ried Central d'Alsace : écologie et évolution d'une zone humide d'origine fluviale rhénane. *Bull. Ecol.*, 14 : 249-277.
- CARBIEN R., LEYNALD G., LALONDE B. & MALLET C., 1986. — *Rapport du comité d'experts sur la pollution transfrontière à M. Alain CARIGNON, Ministre délégué chargé de l'environnement*, 130 p.
- CARBIEN R. & ORTSCHITT A. 1987. — *Wasserpflanzengesellschaften als Hilfe zur Qualitätsüberwachung eines des größten Grundwasser-Vorkommens Europas (Oberrheinebene)*. Proceed. Intern. Symp. IAVS (Int. Assoc. Veget. Sc.), Tokyo - Yokohama, 1984.
- CARBIEN R., SCHNITZLER A. & WALTER J.-M. 1988a. — *Problèmes de dynamique forestière et de définition des stations en milieu alluvial*. Colloques phytosociologiques « Phytosociologie et foresterie », Nancy 1985, XIV : 655-686.
- CARBIEN R., TRÉMOLIERES M., ORTSCHITT A. & KLEIN J.-P. 1988b. — Les associations végétales biorévélatrices des échanges hydrologiques. In : Colloque Franco-Allemand : « Contamination des eaux souterraines par les nitrates », Université de Stuttgart, Université de Strasbourg, 6-7 Oct 1988, Ed. H. Kobus, L. Zilliox, Institut für Wasserbau, Heft, 71 : 171-200.
- CARBIEN R., TRÉMOLIERES M., SANCHEZ-PÉREZ J.-M., SCHMITT D. & WALTER J.-M. 1989. — Some aspects of the functioning of the alluvial forest : the example of the Rhinai Island flood forest. In : FERN C1 Workshop, *Unification of European Forest Pattern Research*, Strasbourg 1988.
- CARBIEN R. & SCHNITZLER A. 1990. — Evolution of major pattern models and processes of alluvial forest of the Rhine in the Rati Valley (France/Germany). In : *Forests of the world : diversity and dynamics*, Sjögren E. (ed), Stud. Plant. Ecol. 18, Uppsala.
- CARBIEN R., TRÉMOLIERES M., MERCIER J.-L. & ORTSCHITT A. 1990. — Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream water (Upper Rhine plain, Alsace). *Vegetatio*, 86 : 71-89.
- DÉCAMPS H., FORTUNE M., GAZELLE F., PAUTOU G. 1988. — Historical influence of man on the riparian dynamics of a fluvial landscape. I, 163-173.
- GOLTERMAN H.L. & MEYER M.-L. 1985. — The geochemistry of two hard rivers, the Rhine and the Rhône. Part 4 : The apparent solubility product of hydroxy-apatite. *Hydrobiologia*, 126 : 25-29.
- GUINOCHE M. 1973. — *Phytosociologie*. Masson ed. Paris : 227 p.
- MARGL H. 1973. — Pflanzengesellschaften und ihre standortgebundene Verbreitung in teilweise abgedämmten Donauauen (unter Lobau). *Verh. zool. Ges. Wien*, 113 : 5-51.
- PAUTOU G., DÉCAMPS H., AMOROS C. & BRAVARD J.-P. 1985. — Successions végétales dans les coulées fluviales : l'exemple de la plaine alluviale du Haut-Rhône français. *Bull. Ecol.*, 16 : 203-212.
- PINAY G. & LABROUE L. 1985. — Une station d'épuration naturelle des nitrates transportés par les nappes alluviales : l'aunaie gluteuse. *C.R. Acad. Sci. Paris* 302, : 629-632.
- PINAY G. & DÉCAMPS H. 1988. — The role of the riparian wood in regulating nitrogen fluxes between the alluvial aquifer and surface water : a conceptual model. *Regulated Rivers : Research and Management*, 2 : 507-516.
- ROBACH F., EGLIN J. & CARBIEN R. 1991. — L'hydrosystème rhénan : évolution parallèle de la végétation aquatique et de la qualité de l'eau. *Bull. Ecol.*, 22 : 227-241.
- ROECK U., 1989. — *Utilisation de bioindicateurs Bryophytes pour l'étude comparative des échanges rivières (Rhin - III) - nappe phréatique en plaine d'Alsace*. Mémoire de D.E.A., Université Louis Pasteur, Strasbourg.
- ROUX A.L., BRAVARD J.-P., AMOROS C. & PAUTOU G. 1989. — *Ecological changes of the french upper Rhône since 1950*. *Historical changes of large alluvial rivers. Western Europe*, G.E. Petts ed., John Wiley & Sons Ltd.
- SANCHEZ-PÉREZ J.M., TRÉMOLIERES M. & CARBIEN R. 1991. — Une station d'épuration naturelle des phosphates et des nitrates, la forêt alluviale à Fréne et Orme. *C.R. Acad. Sci. Paris*, à paraître.
- SCHNITZLER A. 1988. — *Typologie phytosociologique, écologie et dynamique des forêts alluviales du complexe géomorphologique ello-rhénan (plaine rhénane centrale d'Alsace)*. Thèse de Doctorat-ès Sciences, Université Louis Pasteur, Strasbourg : 433 pp.
- TRÉMOLIERES M., CARBIEN R., EXINGER A. & TURLOT J.-C. 1988. — Un exemple d'interaction non compétitive entre espèces ligneuses : le cas du lierre arborescent (*Hedera helix* L.) dans la forêt alluviale. *Acta Ecol. (Ecologia. Plant.)*, 9 : 187-209.
- WALTER J.-M. 1974. — Les dernières forêts alluviales rhénanes en Alsace-Bade. *Bull. Assoc. Philomat. Als.*, 15 : 101-112.
- WALTER J.-M. 1979. — Etude des structures spatiales en forêt alluviale rhénane. *(Ecologia Plant.)*, 14 : 345-359 et 404-410.
- WEISS D., TRÉMOLIERES M. & CARBIEN R. 1991. — Biodisponibilité comparée du phosphore en fonction des substrats et d'un gradient d'ondabilité dans la plaine alluviale rhénane. *C.R. Acad. Sci. Paris*, à paraître.
- WENDELBERGER R. 1984. — Auenwälder der Donau. Colloques phytosociologiques « *Les forêts alluviales d'Europe* », Strasbourg 1980, IX : 19-54.

ÉVOLUTION ANNUELLE DU RÉGIME ALIMENTAIRE DU PUTOIS *Mustela putorius* L. EN FONCTION DE LA DISPONIBILITÉ DES PROIES*

Thierry LODÉ

Laboratoire d'Éthologie, U.E.R. Sciences de la Vie et de l'Environnement,
Université Rennes I, C.N.R.S. URA 0373, F. 35042 - RENNES Cédex.

SUMMARY

(original paper)

ANNUAL EVOLUTION OF THE DIET OF THE POLECAT *Mustela putorius* L. IN CONJUNCTION WITH PREY AVAILABILITY.

Feeding ecology of the polecat *Mustela putorius* was studied in a wetland of the western France by 380 scats analysis in conjunction with an estimation of resources availability. Polecat was found to eat mainly voles and brown rats but amphibians were also important seasonal food components. Seasonal variations of small rodents in the diet were associated with the evolution of their abundance in the environment as indicated by trapline capture results. Brown rats were also regularly eaten all the year according to the increase of population. However, the examination of remains seemed to show some degree of prey selection on the females and young rats. In spring, polecat specialised on frogs and toads according to anuran breeding congregations. The wide range of prey and the important temporary successive specializations in the diet stressed the opportunism of the polecat feeding behaviour.

KEY WORDS : Polecat, Mustelidae, Diet, Seasonal variations.

RÉSUMÉ

(article de synthèse)

L'étude de l'écologie alimentaire du Putois *Mustela putorius* L. a été menée dans une zone humide de l'ouest de la France à partir de l'analyse de 380 fèces en relation avec une estimation de la disponibilité des ressources. Le putois consomme principalement des campagnols et des rats mais les amphibiens représentent saisonnièrement une part importante de l'alimentation. Les variations saisonnières des petits rongeurs dans le régime alimentaire coïncident avec l'évolution de leur abondance dans le milieu, ainsi que l'indiquent les résultats de piégeages en ligne. Les rats sont régulièrement consommés tout au long de l'année, en relation avec l'augmentation des populations. Cependant l'examen des dépouilles semblent montrer un certain degré de sélection portant sur les femelles et les jeunes. Le putois se spécialise sur les grenouilles et les crapauds au printemps, en relation avec les regroupements de reproduction des Anoures. L'électivisme alimentaire et les importantes spécialisations temporaires successives de l'alimentation soulignent l'opportunisme du comportement alimentaire du putois.

MOTS CLÉS : Putois, Mustelidae, Régime alimentaire, Variations saisonnières.

INTRODUCTION

Le Putois *Mustela putorius* L. est un mustélidé assez largement répandu dans le paléarctique occidental. Les différentes études de son alimentation ont montré que le Putois était particulièrement éclectique dans le choix de sa nourriture. Ainsi, les proies les plus diverses ont été relevées : gastéropodes, insectes (GOETHE, 1939; MOUCHES, 1982 ; LODÉ, 1988), poissons (DANILOV & RUSAKOV, 1969 ; WEBER, 1989a), rep-

tiles (LODE, 1989a; WEBER, 1989a), amphibiens et petits rongeurs (GOETHE, 1939; KRATOCHVIL, 1952; WALTON, 1966; DANILOV & RUSAKOV, 1969; BRUGGE, 1977 ; WEBER, 1987 ; LODÉ, 1988 ; WEBER, 1989a; LODÉ, 1991) et parfois même des fruits (WEBER, 1989a).

Toutefois, les études qui traitent de l'alimentation de ce carnivore se réduisent le plus souvent à un inventaire des proies consommées et à une présentation de leur fréquence dans le régime. En l'absence d'une estimation parallèle de la disponibilité des proies, ces

* Manuscrit reçu le 2 juillet 1990, version révisée acceptée pour publication le 3 avril 1991

travaux nous livrent une information assez incomplète sur les stratégies d'exploitation des ressources trophiques mises en œuvre par le Putois.

Nous avons entrepris ce travail pour tenter de combler ces lacunes en étudiant simultanément le régime alimentaire annuel du putois et la disponibilité en proies du milieu.

SITE D'ÉTUDE

L'étude a été réalisée dans les marais du lac de Grand-lieu (47°06N/1°40W), en Loire-Atlantique, où l'espèce est commune (SAINT-GIRONS *et al.*, 1988).

Vaste dépression de 6000 ha., Grand-lieu est un lac naturellement eutrophe. Les terrains métamorphiques sont silicieux (micaschistes et gneiss) et tapissés de sédiments marins (Pliocène). Les successions végétales sont installées sur des dépôts alluvionnaires récents. La zone d'eau libre est bordée d'un ensemble palustre, dominé par les scirpes, les carex, les phragmites et les saules, auxquels peu à peu succède une flore plus caractéristique de l'agrosystème périphérique. Des fossés de drainage longent les prairies inondables entourées de haies d'aubépines, de chênes pédonculés et de frênes oxyphiles. Les quelques parcelles cultivées sont plantées de vigne. Les précipitations atteignent en moyenne 700 mm par an et l'amplitude thermique reste faible, la température oscillant entre une moyenne de 7,5° C en janvier et de 16° C en juillet. Le site d'étude a fait l'objet d'une description détaillée par MARION & MARION (1975).

MÉTHODOLOGIE

La composition du régime alimentaire a été déterminée à partir de l'analyse de 380 fèces recueillies sur le terrain de septembre 1988 à août 1989. Une grande partie des fèces a été récoltée dans la zone humide fréquentée par le putois. La guilda des petits carnivores également présents sur le marais comprend en outre, la Belette *Mustela nivalis*, la Loutre *Lutra lutra* et la Genette *Genetta genetta*. Le suivi radiotéléométrique de trois animaux (LODE, 1989a, 1990) et la découverte de plusieurs lots de fèces dans les gîtes ont grandement favorisé l'obtention du matériel fécal.

Les fèces sont séchées et mesurées (diamètre moyen 0,9 cm), puis dilacérées en milieu humide. Un volume de la solution est traité à l'acide picrique pour mettre en évidence les lombricidés (BRADBURY, 1977). Les mammifères consommés ont été identifiés par l'examen des caractéristiques externes des poils de jarre (pigmentation, longueur), et par l'observation microscopique de la structure de la médulla en longueur ou en coupe par comparaison avec nos collections et avec les atlas de référence (DAY, 1966 ; DEBROT *et al.*, 1982). La présence d'ossements et de dents a parfois facilité l'identification (CHALINE *et al.*, 1974).

L'identification spécifique des oiseaux retrouvés dans les excréments reste difficile (DAY, 1966) et nous les avons tous regroupés dans la même catégorie. La morphologie particulière des ossements des amphibiens (RAGE, 1974, 1977) a permis leur identification sans toujours parvenir au niveau de l'espèce. Les ossements des amphibiens résistent relativement mal à la digestion et ce groupe est vraisemblablement sous-estimé dans l'analyse de l'alimentation du prédateur (ROSER & LAVERS, 1976; LODE, 1989a; WEBER, 1989b). La présence de lombricidés et d'insectes dans les fèces de carnivores peut être attribuée à la consommation de proies elles-mêmes insectivores comme les musaraignes et les amphibiens. Nous n'avons tenu compte de la présence de ces Invertébrés que lorsque leur abondance dépassait 20 % du volume des éléments non digérés présents dans les fèces.

La contribution de chaque catégorie de proies au régime alimentaire est exprimée par la fréquence (en %) de ses apparitions dans les échantillons calculée par rapport au nombre total d'apparitions des différentes catégories de proies répertoriées.

L'échantillonnage des populations de petits mammifères a été réalisé tous les deux mois d'octobre 1988 à août 1989 dans les marais au moyen de pièges grillagés disposés en lignes le long des milieux favorables (bordures des parcelles et douves) par intervalle de trois mètres pendant trois nuits consécutives. SAINT-GIRONS & FONS (1986, 1987) ont amplement décrit la technique utilisée. A une évaluation des densités (SPITZ, 1963) souvent difficile à réaliser pour les muridés (TAYLOR *et al.*, 1981; DUPLANTIER *et al.*, 1984), nous avons préféré une simple estimation d'abondance correspondant au nombre d'individus capturés par rapport au nombre de nuits pièges. Ce nombre a varié de 360 à 420 nuits pièges selon la période considérée pour les petits rongeurs et de 256 à 276 nuits pièges pour le surmulot. Cette évaluation d'abondance est fréquemment utilisée dans le cadre de l'étude du régime alimentaire des carnivores (BUSKIRK & MAC DONALD, 1984; RAYMOND *et al.*, 1984).

Un recensement des anoures, limité aux trois principales espèces présentes dans l'alimentation du putois, a été réalisé durant la même période. Nous avons relevé l'étendue de l'activité et la durée de l'époque de regroupement pour la reproduction. Le complexe « grenouille verte » est formé de deux espèces *Rana ridibunda* et *R. lessonae* et de leur hybride dénommé *R. « esculenta »* (MATZ & WEBER, 1980). Le phénotype « *esculenta* » est le plus commun à Grand-lieu et nous avons utilisé cette dénomination pour désigner le complexe « grenouille verte ».

Enfin, nous avons pu découvrir entre 1986 et 1988 plusieurs reliefs de repas du putois aux environs des gîtes. L'examen et la mensuration des dépouilles (longueur condylo-basale, largeur bizygomatique, longueur tête et corps) a permis d'identifier 33 Rats surmulots (*Rattus norvegicus*) et de les regrouper en différentes classes d'âges. En outre, le crâne du surmulot présente

deux crêtes temporales plus prononcées chez les mâles que chez les femelles (SAINT-GIRONS, 1973). Ce critère est apparu suffisamment fiable pour distinguer les sexes à partir des dépouilles.

RÉSULTATS

RÉGIME ALIMENTAIRE DU PUTOIS

L'analyse des excréments du Putois nous a permis d'identifier 403 proies. Des végétaux étaient présents dans 19 fèces. Néanmoins nous avons considéré qu'ils ne participaient pas au régime alimentaire et étaient ingérés en même temps que les proies, facilitant ainsi le transit intestinal.

Tout au long de l'année, les mammifères totalisent l'une des plus fortes proportions de l'ensemble des catégories alimentaires (TAB. I). Les amphibiens constituent le second groupe important. Les oiseaux, capturés au printemps et en été avec un maximum en août, ne représentent qu'une proportion mineure des proies. Enfin, des invertébrés (mollusques et insectes) et diverses ressources (charogne, déchets) viennent compléter le régime.

Le Rat surmulot (*Rattus norvegicus*) est régulièrement consommé tout au long de l'année (TAB. II).

Toutefois, la proportion de rats tend à s'accroître d'août à janvier, avec un maximum en septembre et octobre. La proportion de campagnols de surface (*Microtus arvalis* et *M. agrestis*) s'accroît également en automne et en hiver, alors qu'on observe une chute de la fréquence entre mars et mai. La proportion de campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) est remarquable. Le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) est consommé entre février et mai et en novembre et décembre. Le campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*) apparaît occasionnellement en été. La proportion du lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*) reste inférieure à 8 %. Les musaraignes (*Sorex coronatus* et *S. minutus* principalement) sont surtout consommées de septembre à février et le Rat musqué (*Ondatra zibethicus*) en hiver.

Les amphibiens contribuent largement aux variations du régime alimentaire (TAB. III). Le Crapaud commun (*Bufo bufo*) est consommé de novembre à avril. La Grenouille agile (*Rana dalmatina*) représente la plus grande partie de la proportion des anoues identifiés. Sa fréquence dans l'alimentation du putois s'accroît considérablement de mars à juillet puis diminue rapidement. Les Grenouilles vertes (*Rana « esculenta »*) participent essentiellement au régime estival du Putois.

TAB. I. — Distribution mensuelle des différentes catégories de proies dans l'alimentation du Putois.

MOIS	JANV.	FÉV.	MARS	AVRIL	MAI	JUN	JUILLET	AOUT	SEPT.	OCT.	NOV.	DÉC.	TOTAL
Mammifères	86,8	67,5	36,7	34,6	50	46,8	50,1	72	76,3	89,4	83,4	78	66,2
Oiseaux	-	-	4	7,7	11,5	9,4	8,3	12	2,6	-	-	3,1	4,2
Amphibiens	5,3	15	56,7	46,2	38,5	34,4	22,2	8	10,4	7,9	11,9	9,4	20,6
Invertébrés	5,3	12,5	3,3	11,5	-	9,4	19,4	8	10,4	2,6	2,4	-	7,2
Divers	2,6	5	-	-	-	-	-	-	-	-	2,4	9,4	1,7
N	38	40	30	26	26	32	36	25	38	38	42	32	403

TAB. II. — Distribution mensuelle des mammifères dans le régime alimentaire du Putois.

MOIS	JANV.	FÉV.	MARS	AVRIL	MAI	JUN	JUILLET	AOUT	SEPT.	OCT.	NOV.	DÉC.	TOTAL
<i>Ondatra</i>	7,9	-	-	-	-	-	-	-	2,6	-	-	3,1	1,2
<i>Rattus</i>	26,3	22,5	13,3	11,5	15,4	15,6	16,7	24	34,2	31,6	23,8	25	22,3
<i>Arvicola</i>	2,6	-	-	-	3,8	3,1	2,8	8	-	-	-	-	1,5
<i>Microtus</i>	21	17,5	6,7	3,8	3,8	9,4	11,1	16	13	21	23,8	15,6	14,4
<i>Clethrionomys</i>	15,8	13,5	10	15,4	15,4	12,5	16,7	20	15,8	21	16,7	15,6	15,6
<i>Apodemus</i>	-	2,5	6,7	3,8	3,8	-	-	-	-	-	4,8	3,1	2
<i>Sorex</i>	13	7,5	-	-	-	-	-	5,2	7,9	11,9	12,5	5,4	5,4
<i>Oryctolagus</i>	-	5	-	-	7,7	6,2	2,8	4	5,2	7,9	2,4	3,1	3,7
N	33	27	11	9	13	15	18	18	29	34	35	25	267

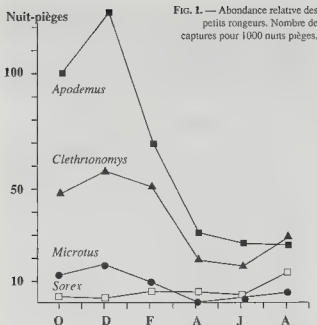


FIG. 1. — Abondance relative des petits rongeurs. Nombre de captures pour 1000 nuits pièges.

EXAMEN DES RELIEFS DE REPAS

L'examen des ossements des rats surmulots consommés par le putois révèle une proportion importante d'immatures (TAB. IV). Les mâles adultes ne représentent que 6,1% du total et seulement 10% au printemps. En revanche, les femelles adultes totalisent 33,3 % des reliefs de repas découverts. Le nombre réduit de données nous oblige toutefois à considérer ces résultats avec prudence.

DISPONIBILITÉ DES PROIES

Nous avons pu capturer six espèces de petits mammifères sur le site. Le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) est le mieux représenté (FIG. 1). Le pic d'abondance des populations est atteint entre octobre et décembre. C'est également le cas pour le Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) dont les effectifs tendent à s'accroître en décembre alors qu'ils diminuent d'avril à juin. Les fluctuations d'abondance paraissent plus faibles pour le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*). Toutefois, les populations de ce rongeur chutent en deçà du seuil perceptible par notre technique en avril. Les musaraignes (*Sorex coronatus* et *S. minutus*) sont capturées en toutes saisons avec une modeste augmentation en avril.

L'abondance des rats surmulots chute brutalement en avril (FIG. 2). Cependant, les effectifs progressent dès juin pour atteindre leur maximum en décembre. D'octobre à février, le sex-ratio est déséquilibré en faveur des mâles alors qu'il s'inverse d'avril à octobre. Les juvéniles sont plus nombreux en automne.

Le relevé des périodes d'activité du Crapaud commun (*Bufo bufo*) montre que l'espèce est précoce (FIG. 3). Comme pour la plupart des anoures, le regroupement pour la reproduction a lieu après une forte chute de pluie et dure de la fin février au début d'avril. La Grenouille agile (*Rana dalmatina*) apparaît dès la fin du mois de février. La période de regroupement se prolonge du début mars à la fin avril. La grenouille verte (*Rana « esculenta »*) est la plus tardive. Sa période d'activité s'étend de la mi-mars au début septembre et le regroupement pour la reproduction commence à la fin d'avril.

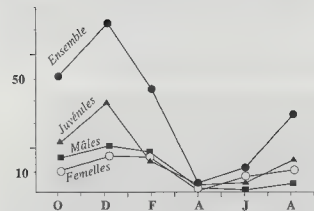


FIG. 2. — Abondance relative des Rats surmulots. Nombre de captures pour 1000 nuits pièges (juvéniles, sans distinction du sexe).

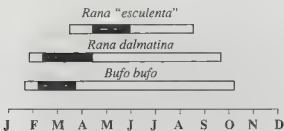


FIG. 3. — Étendue de la période d'activité des anoures (en noir, période de regroupements pour la reproduction)

DISCUSSION ET CONCLUSION

Le spectre des proies du putois est très large dans la zone étudiée. Le régime est constitué en majorité de proies d'un poids inférieur à 40 g (limite supérieure de la masse corporelle de *Microtus* sp., *Clethrionomys glareolus* et des anoures) qui représentent de 52 % à 80 % du total. Il existe de fortes variations de la composition du régime alimentaire d'un mois à l'autre. Les campagnols sont principalement consommés en automne et en hiver. La prédation

MOIS	JANV.	FÉV.	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AOUT	SEPT.	OCT.	NOV.	DÉC.	TOTAL
<i>Bufo bufo</i>	5,3	5	10	7,6	-	-	-	-	-	-	4,8	3,1	3
<i>Rana dalmatina</i>	-	5	16,7	20	26,9	15,6	11,1	8	-	-	-	3,1	7,7
<i>Rana esculenta</i>	-	-	-	-	3,8	3,1	2,8	-	2,6	-	-	-	0,9
<i>Hyla</i>	-	-	3,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2
Indéterminé	-	5	26,7	19,6	7,8	15,6	8,3	-	7,8	7,9	7,1	3,1	8,7
N	2	6	17	12	10	11	8	2	4	3	5	3	83

	PRINTEMPS	AUTOMNE	HIVER	TOTAL
Mâle adulte	10	-	8,3	6,1
Femelles adultes	30	18,2	50	33,3
Immatures	60	81,8	41,7	60,6
N	10	11	12	33

TABLEAU III.— Distribution mensuelle des Anoures dans le régime alimentaire du Putois.

TABLEAU IV.— Pourcentage des dépouilles de *Rattus norvegicus* consommées par le Putois, retrouvées sur le site d'étude

sur les petits rongeurs coïncide étroitement avec la disponibilité de ces proies qui atteint son maximum en automne. Le déclin des populations de petits rongeurs à la fin de l'hiver est attribué à la réduction du potentiel trophique du milieu (ASHBY, 1967 ; CRAWLEY, 1970 ; MONTGOMERY, 1979 ; BUTET, 1986). Cette diminution de l'abondance des rongeurs est progressivement accompagnée d'un changement de proies dans le régime du Putois.

Les anoures constituent une ressource particulièrement attractive au printemps. Il existe une étroite dépendance entre la consommation des différentes espèces par le putois et leur période de regroupement pour la reproduction. L'exploitation intensive de ces proies localement très abondantes détermine une spécialisation temporaire du régime alimentaire. L'importance des prélèvements effectués sur les amphibiens a été relevée par de nombreux auteurs (GOETHE, 1939 ; WALTON, 1966 ; DANILOV & RUSAKOV, 1969 ; BRUGGE, 1977 ; WEBER, 1987 ; LODE, 1988, 1989a ; WEBER, 1989a, 1989b ; LODE, 1991). L'abondance et la concentration des amphibiens conduisent parfois le putois à amasser ces proies dans des caches alimentaires (DANILOV & RUSAKOV, 1969 ; GROSSENBAKER & NEUENSCHWANDER, 1978 ; LODE, 1989b).

Le putois exerce une prédation régulière sur les surmulots qui s'accroît en automne. L'examen des dépouilles de rats consommés montre que les captures reflètent assez fidèlement la structure du peuplement disponible. L'effondrement estival (BRODIE, 1981 ; HUSON & RENNISON, 1981) et les variations de la sex-ratio (KENDALL, 1984) sont pareillement observés en Grande-Bretagne. Toutefois, l'examen des reliefs de repas révèle une certaine sélectivité sur les jeunes et les femelles adultes de surmulots tandis que les mâles adultes sont moins souvent victimes de la prédation du putois. Les jeunes rats développent un comportement d'évitement moins intense que les adultes, ce qui pourrait expliquer en partie leur apparente vulnérabilité (VALLE, 1971).

ERLINGE *et al.* (1982) ont attribué au putois toutes les caractéristiques d'un prédateur généraliste, tandis que ROGER *et al.* (1989) émettent l'hypothèse d'une dépendance envers le lapin de garenne. Pour WEBER (1989b, 1989c) en revanche, le putois serait inféodé aux anoures. De nombreux auteurs ont déjà souligné la prédilection du putois pour la proximité de l'eau (WALTON, 1968 ; DANILOV & RUSAKOV, 1969 ; WAECHTER, 1979 ; LIBOIS, 1984 ; LODE, 1988, WEBER 1989c). La prédation régulière exercée sur les amphibiens et sur les rats surmulots confère au putois une position originale au sein de la communauté des petits carnivores. D'autres Mustélidés comme le Blaireau (*Meles meles*) et le Vison d'Amérique (*Mustela vison*) peuvent également consommer des proportions considérables d'anoures à certaines périodes de l'année (GERELL, 1967 ; HENRY, 1984). C'est probablement aussi le cas du Vison d'Europe (*Mustela lutreola*) (SAINT-GIRONS, 1973). Toutefois, le régime alimentaire du blaireau reste basé sur les oligochètes (HENRY *et al.*, 1989), tandis que le vison effectue principalement ses prélèvements sur l'ichtyofaune (GERELL, 1967 ; AKANDE, 1972 ; CHANIN & LINN, 1980). Le putois apparaît comme un carnivore terrestre typique qui concentre alternativement sa prédation sur les anoures et les mammifères. Cette stratégie d'exploitation des ressources le situe à proximité du vison et de la Fouine (*Martes foina*) dont l'alimentation carnivore alterne avec un régime plus phytophage en automne (WAECHTER, 1975 ; KALPERS, 1983 ; LODE, 1991).

En fait, les facteurs qui déterminent l'abondance des proies exercent une influence considérable sur l'alimentation du putois. Les spécialisations alimentaires successives sont liées aux conditions trophiques qui prévalent temporairement. Le comportement prédateur du Putois est particulièrement opportuniste comme l'attestent son éclectisme alimentaire, les variations concomitantes de la composition du régime et de la disponibilité des proies, et la consommation assidue de proies momentanément très abondantes.

BIBLIOGRAPHIE

- AKANDE, M., 1972. — The food of feral Mink (*Mustela vison*) in Scotland. *J. Zool. Lond.*, 167: 475-479.
- ASHBY, K.R., 1967. — Studies on the ecology of Field mice and Voles (*Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus* and *Microtus agrestis*) in Houghall Wood, Durham. *J. Zool. Lond.*, 152: 389-513.
- BRADBURY, K., 1977. — Identification of earthworms in mammalian scats. *J. Zool. Lond.*, 183: 553-555.
- BRODIE, J., 1981. — Norway Rats *Rattus norvegicus* on cereal stubbles. *J. Zool. Lond.*, 195: 542-546.
- BRUGGE, T., 1977. — Prey selection of weasel stoat and polecat in relation to sex and size. *Lutra*, 19: 39-49.
- BUSKIRK, S.W. & MAC DONALD, S.O., 1984. — Seasonal food habits of Marten in south central Alaska. *Can. J. Zool.*, 62 (5): 944-950.
- BUTET, A., 1986. — Régime alimentaire d'une population de Mulots sylvestres (*Apodemus sylvaticus* L. 1758) dans une lande xéro-mésophile en cours de recolonisation végétale. *Bull. Ecol.*, 17 (1): 21-37.
- CHALINE, J., BAUDVIN, H., JAMMOT, P. & SAINT GIRONS, M.C., 1974. — Les proies des rapaces. Doin, Paris: 141 p.
- CHAMIN, P.R.F. & LINN, I., 1980. — The diet of the feral Mink *Mustela vison* in southwest Britain. *J. Zool. Lond.*, 192: 205-223.
- CRAWLEY, M.C., 1970. — Some population dynamics of the Bank vole, *Clethrionomys glareolus*, and the Wood mouse, *Apodemus sylvaticus*, in mixed woodland. *J. Zool. Lond.*, 160: 71-89.
- DANILOV, P.I. & RUSAKOV, O.S., 1969. — Peculiarities of the ecology of *Mustela putorius* in Northwest Districts of the European part of the U.S.S.R., *Zool. Zhur.*, 48: 1383-1394.
- DAY, M.G., 1966. — Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. *J. Zool. Lond.*, 148: 201-217.
- DEBROT, S., FIVAZ, G., MERMOD, C. & WEBER, J.M., 1982. — Atlas des poiss. de Mammifères d'Europe. Univ. Neuchâtel: 208 p.
- DUPONTANT, J.M., ORSINI, P., THOHARI, M., CASSAING, J. & CROSET, H., 1984. — Echantillonnage des populations de Muridés: influence du protocole de piégeage sur l'estimation des paramètres démographiques. *Mammalia*, 48: 129-141.
- ERLINGE, S., GORANSSON, G., HOGSEDT, G., LIBERG, O., LOMAN, J., NILSSON, L., SCHANTZ, T.V. & SYLVEN, M., 1982. — Factors limiting numbers of vertebrate predators in predator-prey community. *Trans. Inter. Cong. Game Biol.*, 14: 261-268.
- GERELL, R., 1967. — Food selection in relation to habitat in Mink (*Mustela vison* Schreber) in Sweden. *Oikos*, 18: 233-246.
- GOETHE, F., 1939. — Untersuchungen über die Winternahrung des Iltis nebst einigen weiteren biologischen Feststellungen. *Wild und Hund*, 45: 720-722.
- HENRY, C., 1984. — Adaptation comportementale du Blaireau européen (*Meles meles* L.) à la prédation d'une espèce-proie venimeuse, le Crapaud commun (*Bufo bufo* L.). *Terre et Vie*, 39: 291-296.
- HENRY, C., LAFONTAINE, L. & MOUCHES, A., 1989. — Le Blaireau. Encyclopédie des Carnivores. S.F.E.P.M., Paris: 35 p.
- HUSON, L.W. & RENNING, B.D., 1981. — Seasonal variability of Norway rat (*Rattus norvegicus*) infestation of agricultural premises. *J. Zool. Lond.*, 194: 257-260.
- KALPERS, J., 1983. — Contribution à l'étude écoéthologique de la Fouine (*Martes foina*). Stratégies d'utilisation du domaine vital et des ressources alimentaires. I. Introduction générale et analyse du régime alimentaire. *Cahiers Ecol. Appl.*, 3 (2): 145-163.
- KENDALL, P.B., 1984. — Seasonal changes of sex ratio in Norway rat (*Rattus norvegicus*) populations in Wales. *J. Zool. Lond.*, 203: 288-291.
- KRATOCHVIL, J., 1952. — O potravě a resarchitochore tmahevo (*Putorius putorius* L.) (La nourriture et les races du Putois). *Acta Univ. Agr. Sylv. Brno*, 1: 43-60.
- LIBOIS, R.M., 1984. — Atlas des mammifères sauvages de Wallonie. Le genre *Mustela* L. en Belgique. *Cahiers Ecol. Appl.*, 4 (4): 279-314.
- LODE, T., 1988. — Note préliminaire sur la biologie du comportement du Putois (*Mustela putorius* L.) dans les bocages humides de l'ouest de la France. *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest France, Muséum Nantes*, 10 (2): 58-67.
- LODE, T., 1989a. — Dynamique des relations trophiques de *Mustela putorius* et de ses proies: signification adaptative de la variabilité des stratégies de prédation. Thèse Univ. Rennes I: 226 p.
- LODE, T., 1989b. — Le comportement de muse en réserve alimentaire des proies chez le Putois (*Mustela putorius*). *Cahiers Ecol. Appl.*, 9 (2): 19-30.
- LODE, T., 1991. — Exploitation des milieux et organisation de l'espace chez deux Mustélidés européens: la Fouine et le Putois. *Vie et Milieu*, 41 (1): 29-38.
- MARION, L. & MARION, P., 1975. — Contribution à l'étude écologique du lac de Grand Lieu. *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest France, Muséum Nantes*, numéro spécial: 611 p.
- MATZ, G. & WEBER, D., 1981. — Guide des amphibiens et reptiles d'Europe. Delachaux et Niestlé, Paris: 292 p.
- MONTGOMERY, W.I., 1979. — Seasonal variation in numbers of *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, and *Clethrionomys glareolus*. *J. Zool. Lond.*, 188: 283-286.
- MOUCHES, A., 1982. — Etude de la dynamique des populations de trois Mustélidés (Martre, Putois, Fouine). Rapport D.P.N., C.E.B.A.S., Chézé: 15 p.
- RAGE, J.C., 1974. — Batraciens fossiles du quaternaire. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 43: 276-289.
- RAGE, J.C., 1977. — Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt Universität zu Berlin. *Math. Nat.*, 26: 289-298.
- RAYMOND, M., BERGERON, J.M. & PLANTE, Y., 1984. — Dimorphisme sexuel et régime alimentaire de l'hermine dans un agrosystème du Québec. *Can. J. Zool.*, 62 (4): 594-600.
- ROGER, M., DELATTRE, P. & HERRENSCHMIDT, V., 1989. — Le Putois. Encyclopédie des Carnivores. S.F.E.P.M., Paris: 38 p.
- ROSER, R.J. & LAVERS, R.B., 1976. — Food habits of the ferret (*Mustela putorius furo* L.) at Pukepuke lagoon, New Zealand. *New Zel. J. Zool.*, 3: 269-275.
- SAINT-GIRONS, M.C., 1973. — Les Mammifères de France et du Benelux. Doin, Paris: 481 p.
- SAINT-GIRONS, M.C. & FONS, R., 1986. — Le piégeage des micro-mammifères. *Arvicola*, 3 (2): 63-67.
- SAINT-GIRONS, M.C. & FONS, R., 1987. — Le piégeage des micro-mammifères. *Arvicola*, 4 (1): 23-27.
- SAINT GIRONS, M.C., LODÉ, T. & NICOLAU-GUILLAUMET, P., 1988. — Atlas des mammifères terrestres de Loire Atlantique. Secrétariat Faune-Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris: 103 p.
- SPITZ, F., 1963. — Etude des densités de population de *Microtus arvalis* Pall. à Saint-Michel-en-l'Herm (Vendée). *Mammalia*, 27 (4): 497-531.
- TAYLOR, K.D., QUAY, R.J. & GURNELL, J., 1981. — Comparison of three methods for estimating the numbers of Common rats (*Rattus norvegicus*). *Mammalia*, 43 (1): 403-413.
- VALLE, F.P., 1971. — Rat's performance on repeated tests in open-field as a function of age. *Psycho. Sc.*, 23: 333-335.
- WAECHTER, A., 1975. — Ecologie de la Fouine en Alsace. *Terre et Vie*, 29 (3): 399-457.
- WAECHTER, A., 1979. — Note sur les Mammifères d'Alsace. II. Les Carnivores. *Mammalia*, 43 (4): 479-484.
- WALTON, K.C., 1966. — Polecats. *Nature in Wales*, 10: 65-68.
- WALTON, K.C., 1968. — The distribution of the polecat, *Putorius putorius*, in Great Britain, 1963-67. *J. Zool. Lond.*, 155: 237-240.
- WEBER, D., 1987. — Zur Biologie des Iltisses (*Putorius putorius* L.) und den Ursachen seines Rückganges in der Schweiz. These, Naturhistorisches Museum Basel: 194 p.
- WEBER, D., 1989a. — The diet of Polecats (*Mustela putorius* L.) in Switzerland. *Z. Säugetierk.*, 54: 157-171.
- WEBER, D., 1989b. — Foraging in Polecats (*Mustela putorius* L.) of Switzerland: the case of a specialist murian predator. *Z. Säugetierk.*, 54: 377-392.
- WEBER, D., 1989c. — Zur Populationsbiologie schweizerischer Iltisse (*Mustela putorius* L.). *Z. Jagdwiss.*, 35: 86-99.

LES TRANSFERTS LATÉRAUX DE SOLUTIONS DU SOL DANS UN SYSTÈME LANDE SUR PODZOL-TOURBIÈRE ACIDE*

Frans DE CONINCK⁽¹⁾, Christian BOCK⁽²⁾, Fabrice GRÉGOIRE⁽³⁾,
Jean MAUCORPS**, Stanislas WICHEREK ***

⁽¹⁾ International Training Centre for Post Graduate Soil Scientists
Institut de Géologie, Krijgslaan 281, B-9000 Gent, Belgique

⁽²⁾ INRA, SESC PF, Station d'Agronomie, BP 101, 02004 Laon, France

⁽³⁾ Centre de Biogéographie - Ecologie (UA 905 CNRS), ENS de Fontenay
- Saint-Cloud. Le Parc, 92211 Saint-Cloud, France

SUMMARY (original paper)

LATERAL TRANSPORTATION OF SOIL SOLUTIONS IN A HEATH ON A PODZOL AND BOG SYSTEM

In order to analyse the ecological solidarity between a heath on a podzol and an acid bog, an experimental field has been installed at the zone of contact between the two. The set-up permits to collect erosion materials at two levels : 1) on the surface ; 2) above the cemented B horizon. The sample collection during one year shows the reality of runoff on these two levels. The fact that erosion material can be collected at two levels proves the existence of a lateral movement in these soils. The presence of soluble and insoluble substances in the collected samples confirms both the existence of a lateral translocation and the existence of a relation between the two ecosystems. The transported substances can be subdivided into three fractions : a soluble fraction composed of metallic cations (Na, K, Mg, Ca, Al, Fe), organic anions, sometimes phosphates and bicarbonates, as well as $Si(OH)_4$, an insoluble fraction with the same constituents and a third fraction composed of crystalline minerals mostly quartz and feldspars, transported by the laterally flowing water. This presence is surprising, since these are minerals without surface charge. It suggests that the energy of the moving water is sufficient to translocate these minerals without being peptized. The acidity of the solutions strongly varies throughout the year. In the bog itself the environment is rather rich in basic cations. Its pronounced acidity seems to be due to an organic fraction not neutralized by these cations as well as to the presence of important amounts of Al and Fe, which constitute rather strong acids.

KEY WORDS : Bog, Heath, Podzol, Runoff, Mineral and organic transports, Ecological solidarity.

RÉSUMÉ (article original)

Dans le but d'analyser la solidarité écologique entre une lande sur podzol et une tourbière acide, une parcelle expérimentale a été installée dans leur zone de contact, permettant de capter les eaux de ruissellement superficiel ainsi que celles du ruissellement hypodermique sur l'horizon B durci. La collecte des échantillons durant une année montre la réalité de ces deux ruissellements. Le fait que du matériel d'érosion peut être capté aux deux niveaux prouve l'existence d'un mouvement latéral dans ces sols. La présence de substances solubles et insolubles dans les échantillons collectés confirme l'existence d'une relation entre les deux écosystèmes. Les substances transportées peuvent se diviser en trois fractions : une fraction soluble contenant des cations métalliques (Na, K, Mg, Ca, Al, Fe), des anions organiques, parfois des phosphates et des bicarbonates, ainsi que de la silice $Si(OH)_4$, une fraction insoluble ayant les mêmes composants, une troisième fraction formée par des minéraux cristallins surtout du quartz et des feldspaths, entraînés par les eaux de ruissellement. Cette présence est surprenante, puisqu'il s'agit de minéraux sans charge de surface. Elle suggère que l'eau se déplace avec une énergie suffisante pour entraîner ces minéraux sans qu'ils soient peptisés. L'acidité des eaux varie de façon prononcée durant l'année. Dans la tourbière même, le milieu est assez riche en cations basiques. Son acidité prononcée semble être due à une fraction organique non neutralisée par ces cations et aussi à la présence de quantités importantes de Al et Fe, qui constituent des acides assez forts.

MOTS CLÉS : Tourbière, Lande, Podzol, Ruissellement, Transports minéral et organique, Solidarité écologique.

* Manuscrit reçu le 15 mai 1989, version révisée acceptée pour publication le 15 avril 1991



- | | | |
|--|--|---|
| Sables et grès de Beauchamp (Auversien). Beauchamp sands and sandstones (Auversian). | Sables et argiles thanéto-ypresiens. Thanetian sands and clays. | Alluvions récentes et tourbes. |
| Cal. à gr. grossier du Lutétien. Lutetian limestone. | Glacis d'épandage des sables et affleurements crayeux. Distribution of sands and outcrops. | Alluvions anciennes des terrasses. Terraces old alluvium. |
| Craie sénno-turonienne de Picardie. Seno-turonian chalk from Picardy. | Craie sénonienne de Champagne. Champagne senonian chalk. | Cuesta. Cuesta. |

Laonnois : région naturelle, *Natural region* ; Saint Gobain : massif forestier, *Forest massif* ; Laon : ville, *Town*

FIG. 1. — Cadre géologique et morphologique (1/400 000) ; d'après A. CHOLLEY modifiée.

Geomorphological map (1/400 000) ; from A. Cholley, modified

OBJECTIFS

Les relations entre phytocénoses territorialement voisines s'inscrivent dans le cadre général de la théorie des relations (VAN LEEUWEN, 1966). La présence de Sphaignes, végétaux acidophiles dans la zone de contact entre des groupements oligotrophes développés sur des sols podzoliques ou des podzols et certaines tourbières alcalines ou mésotrophes peut se concevoir comme l'effet d'un processus d'acidification topogène (BOURNERIAS, 1973, 1984). Ainsi, à Cessières (Aisne), la présence de tourbières acides dans un environnement carbonaté pourrait s'expliquer par une compartimentation de la zone palustre due à des buttes de sables thanétiens occupées par des groupements végétaux acidophiles (BOURNERIAS, 1963). L'étude de cette tourbière a montré que sur les marges, elle était adossée à ces buttes sableuses (MORAND, 1971). L'analyse palynologique a révélé d'autre part une régression de l'Aulne depuis environ 2000 ans BP, en relation avec une élévation des plans d'eau et une acidification progressive dans le temps.

En marge de la tourbière, l'acidification de l'impluvium serait en relation avec le défrichement des forêts du *Quercion robori-petraeae* et l'installation de landes à Callune entraînant une intensification de la podzolisation (MORAND & BARTHÉLÉMY, 1975). Actuellement, on constate en effet qu'à l'aval des buttes sableuses occupées par la forêt du *Quercion*, s'observent des bois tourbeux de type « Bétulaie à Sphaignes » contenant quelques Aulnes. Au contraire, à l'aval des buttes occupées par la lande, l'Aulne est absent (BOURNERIAS, 1963, 1968, 1984). Toutes ces observations de terrain laissent à penser que des produits acidifiants migrent de ces buttes vers la tourbière, processus invoqué également en d'autres sites du Bassin de Paris (BOURNERIAS, 1973-1984). Nous nous sommes proposés de vérifier le bien-fondé de cette interprétation en recherchant l'existence et la nature d'un transfert de substances de la lande vers la tourbière. Cet article expose les propriétés des sols des buttes, les résultats des analyses exécutées sur les échantillons d'effluents captés durant l'année 1986 et les conclusions à tirer de cette étude.

SITE D'ÉTUDE

A quelques kilomètres au S.W. de Laon (Aisne), (Fig. 1) la lande et le marais de Cessières sont localisés dans une dépression, au pied de la butte témoin de Laniscourt.

La lande étudiée occupe une butte résiduelle de sable de Bracheux (Thanétien) ayant subi des remaniements périglaciaires. Cette butte d'orientation N.E.-S.W sur la rive septentrionale du marais culmine à 81 m environ. La parcelle où sont effectuées les mesures est installée au bas du versant sur une pente de 10° exposée S.E., juste au-dessus du marais à 74 m d'altitude (Fig. 2).

Les sols

Deux classes de sols sont représentées sur le site :

- les podzols sur la butte et ses versants, occupés par la lande sèche à Callune,
- les sols tourbeux, acides et engorgés occupés par le bois tourbeux et les groupements palustres.

Les podzols du sommet de la butte (P2) et du versant (P1) sont des podzols secs soustraits à l'influence de toute nappe aquifère (Fig. 2). Ils montrent deux formes d'accumulation : une accumulation d'humus et de sesquioxydes caractéristique pour les podzols et une accumulation d'argile. La première se reconnaît à la présence d'un horizon noirâtre ou brun foncé (horizon B de podzol) en-dessous d'un horizon blanchi (horizon E de podzol). La dernière est composée de :

1) nodules de taille variable, enrichis en fer, dans la partie inférieure de l'horizon B de podzol du profil P 1 ;

2) bandes sub-horizontales en-dessous de l'horizon B de podzol, présentes en alternance avec le matériau sableux originel.

Ces manifestations de l'évolution pédogénétique ont donné aux profils des sols la constitution suivante :

- en surface un horizon O1 de résidus végétaux,
- un horizon A1 humifère,
- un horizon E lessivé et partiellement blanchi,
- une zone d'accumulation de substances organiques, d'argile et de sesquioxydes, comprenant : un horizon B21h noirâtre, un horizon B22hs brunâtre foncé ; des lamelles de même couleur prolongeant le B22h vers le bas. Cette zone d'accumulation constitue un niveau induré,

- un horizon C ou C1 + C2 en alternance avec des bandes d'accumulation d'argiles (B2t).

- le profil au bas de la pente (P3) s'est développé sous l'influence de la nappe qui monte jusqu'en surface durant une partie de l'année. Sous les horizons supérieurs : O1, A1 et E, il montre aussi l'horizon d'accumulation de podzol, développé en deux sous-horizons qui ne sont pas plus indurés que les horizons susjacentes et reposent sur un matériau originel fortement influencé par un engorgement quasi permanent.

Le tableau I donne les résultats des analyses effectuées sur le profil P1 : la capacité d'échange cationique (CEC), l'acidité échangeable totale dans 1M KCl exprimée par H, la fraction de cette acidité due à Al, le pH, le Fe₂O₃ soluble dans le dithionite citrate, le carbone organique (CO) ainsi que la texture.

L'étude microscopique permet de dégager et de mieux comprendre les différences macromorphologiques constatées sur le terrain (DE CONINCK *et al.*, 1974). (Planche 1)

1. Les horizons organiques, indiqués avec le symbole O1 se distinguent par une prédominance de résidus végétaux et de champignons, dans lesquels on peut en général reconnaître la structure cellulaire d'origine (photo 1).

2. Les horizons blanchis (symbole E) se composent surtout de grains de quartz, non revêtus et non cimentés

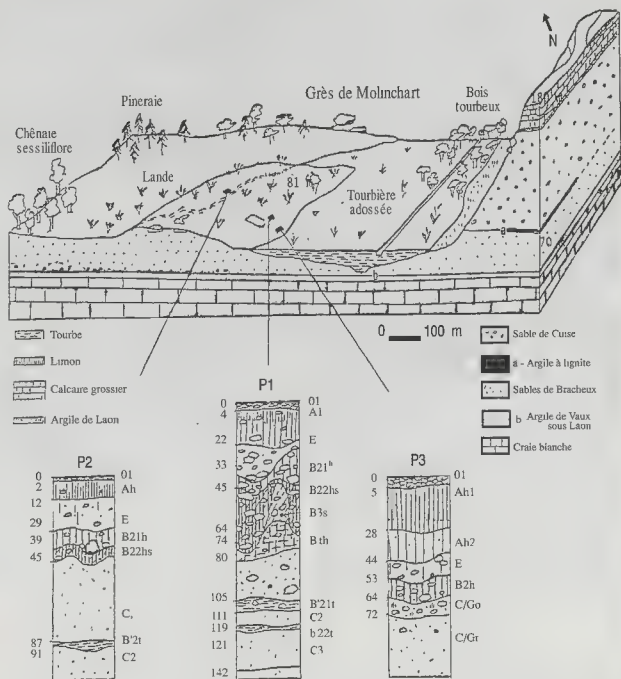


FIG. 2. — Le site d'expérimentation, la parcelle de mesure entre la lande haute et la tourbière adossée, les trois types de sols étudiés.

Experimental site, with the field of measurement between the high heath and the sloping bog, the three studied soil types

DESCRIPTION DES PROFILS DE SOLS

Profil P1 :

Podzol humifère, situé au tiers inférieur d'un versant convexe à pente de 7%, développé dans un matériau sablo-caillouteux reculant les sables thauviers sur un mètre d'épaisseur.

O1 (0 - 4 cm) Horizon très humifère, noir, mélange de débris végétaux et de sable fin, cailloux lavés, assez nombreux graviers et cailloux - limite graduelle régulière.

A1 (4 - 22 cm) Sable humifère, brun gris très sombre - assez nombreux graviers et cailloux de grès et de silex - très nombreuses racines dont quelques grosses horizontales - très friable - limite distincte, irrégulière.

E (22 - 33 cm) Sable fin, beige grisâtre - très nombreux graviers, cailloux et pierres - très friable - présence de matière organique et fibres horizontales - assez nombreuses petites racines - limite nette, ondulée.

B21h (33 - 45 cm) Sable humifère, noir - très nombreux graviers, cailloux et pierres - nombreuses racines fines et moyennes - limite graduelle irrégulière.

B22hs (45 - 64 cm) Sable, brun rougeâtre très sombre - très nombreux graviers, cailloux et pierres - assez humifère - compact, peu friable - très peu de racines, limite nette, ondulée.

B3s (45 - 74 cm) Horizon discontinu, sable brun rougeâtre - nombreux graviers, cailloux et pierres - peu compact, friable - limite nette, interrompue.

Bth (64 - 80 cm) Horizon discontinu, sable humifère, brun gris très sombre - quelques graviers et cailloux - revêtements argilo-ferrugineux sur agrégats polyédriques, peu nets - peu compact - limite nette, interrompue.

C1 (80 - 105) Matériau original, sabieux, fin beige - pierres et cailloux assez nombreux - quelques taches d'oxydation nettes et contrastées - limite très nette et régulière.

B'21t (105 - 111 cm) Sable argileux, brun jaune - graviers et cailloux assez nombreux revêtements argilo-ferrugineux sur agrégats polyédriques peu nets - quelques racines horizontales - limite nette, régulière.

C2 et C3 (111 - 142 cm) Sable beige clair, sans cailloux - quelques petites taches d'oxydation, limite nette, régulière. Les deux parties de l'horizon sont séparées par une bande de 2 à 3 cm de sable argileux.

B'22t.

Profil P2 :

Podzol humifère, situé en haut de versant, sur pente faible rectiligne, développé dans un matériau sablo-caillouteux épais d'une cinquantaine de centimètres et reposant sur sables thauviers.

O1 (0 - 2 cm) Horizon organique, noir, brundilles et mousses mêlées de sable fin - limite très nette, ondulée.

Ah (2 - 12 cm) Sable noir, humifère, rares cailloux siliceux, très nombreuses racines fines - meuble, très friable - limite distincte, régulière.

E (12 - 29 cm) Sable gris brunâtre clair, un peu humifère - quelques graviers et cailloux de grès et de silex - meuble, très friable - racines fines nombreuses surtout vers le bas - limite nette, régulière.

B21h (29 - 39 cm) Sable très humifère, gris brunâtre très sombre, grains de quartz délavés - assez nombreux blocs, pierres et cailloux - compact peu fragile - racines très nombreuses surtout vers le haut - limite nette irrégulière.

B22hs (39 - 45 cm) Sable un peu humifère, noir - rares cailloux et pierres - peu compact et friable - racines très peu nombreuses - limite nette, irrégulière.

C1 et C2 (45 - 100 cm) Sable fin, jaune clair, sans cailloux, racines très peu nombreuses - meuble, friable - les 2 parties de l'horizon sont séparées par une bande de 4 à 8 cm de sable argileux - limite très nette, ondulée.

B'2t.

Profil P3 :

Podzol humique hydromorphe, situé en bas de versant sur une pente inférieure à 3%, développé sur un matériau sablo-caillouteux et soumis à une nappe phréatique à faible battiment.

O1 (0 - 5 cm) Horizon organique, noir brunâtre, fibreux à feuilleté : débris de feuilles et de mousses - limite nette, régulière.

Ah1 (5 - 28 cm) Sable, gris très sombre, humifère - pas de cailloux - peu compact, très friable - très nombreuses racines moyennes et fines - limite nette, régulière.

Ah2 (28 - 44 cm) Sable assez humifère brun gris sombre - pas de cailloux - meuble, très friable, racines fines encore nombreuses - limite nette, un peu ondulée.

E (44 - 53 cm) Sable peu humifère, beige clair - assez nombreux graviers, cailloux et pierres de grès et de silex - meuble, très friable - racines très peu nombreuses - limite nette, peu ondulée.

B2h (53 - 64 cm) Sable humifère, noir et gris rougeâtre très sombre à la partie inférieure, très humide - nombreux cailloux et pierres - très compact - non plastique - racines peu nombreuses - limite graduelle, ondulée.

C/Go (64 - 72 cm) Sable un peu humifère gris brun sombre - assez nombreux graviers et cailloux - Horizon gorgé - rares racines - compact - non plastique.

C/Gr (+ 72 cm) Sable bouillant - Horizon noyé, asphyxié.

Se rapporter à la figure 2

Chêne sessiliflore *Oak forest*
Pineraie *Pinus forest*
Gres *sandstone*
Bois tourbeux : *peaty forest*
Lande : *heath*
Tourbière adossée : *peat bog*
Tourbe : *peat*
Limon : *loam*

Calcaire grossier : *coarse limestone*
Argile de Laon : *clay of « Laon »*
Sables de Cuse : *sands of « Cuse »*
Argile à lignite : *lignite-containing clay*
Sables de Bracheux : *sands of « Bracheux »*
Crane blanche : *white chalk*

entre eux. Ces grains de quartz sont à l'origine de la couleur grisâtre pâle de l'horizon. Entre ces grains de quartz, des résidus végétaux plus ou moins fortement transformés peuvent être présents (photo 2).

3. Les horizons B de podzol se distinguent par deux formes typiques de substances organiques :

a) aux endroits où les horizons contiennent beaucoup de racines, (les horizons B21h des profils P1 et P2, tableau I, les horizons B21h et B22h du profil P3), on reconnaît surtout des résidus de ces racines, ainsi que des composés organiques sans structure cellulaire, mais ayant un aspect foncé et un contour irrégulier ; cette forme est dénommée matière organique (M.O.) polymorphe (photo 3) ;

b) dans les niveaux indurés (les horizons B22hs et B3h du profil P1, et B22hs du profil P2) le trait le plus

frappant est la présence sur les grains minéraux de revêtements organo-métalliques qui forment un ciment ; la porosité de l'horizon est plus basse que dans les autres horizons (photo 4).

4. Les parties comportant une accumulation d'argile se caractérisent par des revêtements composés de constituants minéraux anisotropiques, biréfringents, de texture argileuse ; la présence de ces revêtements d'argile diminue la porosité de l'horizon (photo 5).

L'étude de terrain et la micromorphologie révèlent des différences prononcées dans la composition des horizons respectifs, avec une induration dans les profils P1 et P2.

Cette induration diminue la conductivité verticale entre les horizons supérieurs et les horizons B et provoque le cheminement latéral des eaux au toit de ces horizons B.

TABLEAU I. — Résultats annuels de paramètres climatiques pour l'année 1986
 * E.T.P. : évapotranspiration calculée selon la formule Brochet - Gerbier

Stations	Temp. minim. de l'air	Temp. maxim. de l'air	Temp. moy. journal.	Pluie au sol en mm	E.T.P* en mm	Nombre de jours de gel	Nbre de décades de gel
Tourbière acide	- 18° 6	33° 2	7° 6	761,0	587,3	153	26
Lande (partie basse)	- 20° 1	38° 6	7° 7	767,5	616,1	168	32

Le climat

Le site se trouve dans un secteur qui marque la transition entre les régions de climat océanique de la façade occidentale du Bassin Parisien et les régions de climat plus continental de l'Est de la France (GRÉGOIRE & MEKHARCHI, 1987). La pluviométrie annuelle est en moyenne de 850-900 mm. Ces particularités topoclimatologiques de la dépression induisent au niveau du site des températures moyennes et minimales de l'air plus basses que celles de la région ; la moyenne annuelle est de l'ordre de + 7 à + 8°C et le nombre annuel de jours de gel, qui peut survenir en toutes saisons, varie de 150 à 200 ; en revanche, les sols sont relativement résistants à la pénétration du gel (BOCK & GRÉGOIRE, 1986).

Analyse des échantillons

Principes. — Les eaux qui cheminent vers le bas de la pente peuvent contenir trois catégories de substances :

- 1) des particules minérales inaltérées, entraînées par le courant d'eau,
- 2) des composés provenant directement ou indirectement de la destruction des silicates,
- 3) des substances organiques formées à partir des résidus végétaux.

Le protocole d'analyses doit donc être construit de façon à séparer autant que possible :

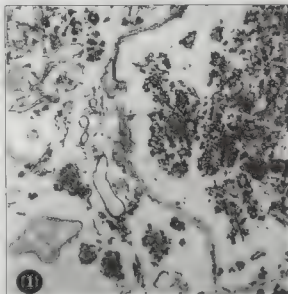
- 1) les substances présentes sous forme soluble ;
- 2) les substances présentes sous forme solide, mais qui deviennent solubles :

MÉTHODES

Collecte des échantillons

La parcelle de mesure a été mise en place fin 1985, sur le modèle des parcelles d'érosion (MORAND & WICHEREK, 1987, WICHEREK, 1988). Cette parcelle est matérialisée par une rangée d'ardoises verticales, à demi enterrées ; les capteurs sont de types chenaux, disposés transversalement à la pente, à la hauteur du profil P1. Ils collectent à deux niveaux : surface du sol et sommet de l'horizon B induré. Ils sont abrités de la pluie directe par un toit en P.V.C. (Fig. 3).

Les eaux collectées arrivent dans des récipients distincts qui sont relevés tous les dix jours, ou plus fréquemment en cas de fortes pluies. La quantité recueillie varie fortement au cours de l'année et les analyses n'ont porté que sur les échantillons en quantité suffisante de l'année 1986. Des échantillons de l'eau de rétention de la tourbière ont été également prélevés à une dizaine de mètres de la limite lande/tourbière.



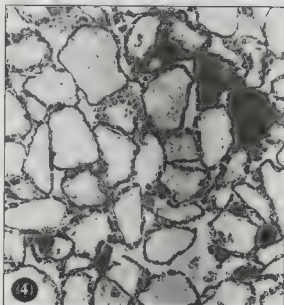
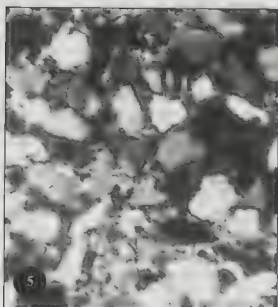
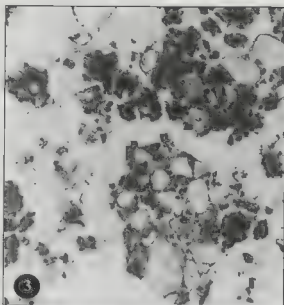
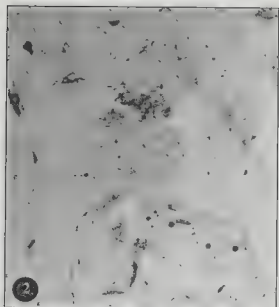


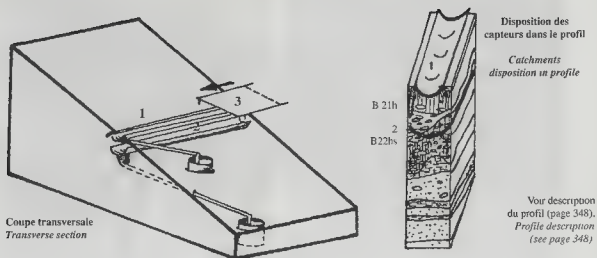
PHOTO 1. — Horizon organique O1 : x 40 ; résidus végétaux non transformés ou partiellement transformés avec structure cellulaire reconnaissable ; nombreuses boulettes fécales d'insectes. *Organic horizon O1 : x 40 ; untransformed or partially transformed plant remains with recognizable cellular structure, numerous fecal pellets of insects.*

PHOTO 2. — Horizon blanchi E : x 240 ; grains de quartz en grande partie non recouverts ; quelques particules noires de matière organique ; structure poreuse. *Bleached horizon E : x 240 ; mostly uncoated quartz grains, some black particles of organic matter, porous structure*

PHOTO 3. — Horizon B21h : x 200 ; grains de quartz, partiellement couverts ; particules arrondies noires de matière organique polymorphe + résidus végétaux ; horizon relativement poreux. *B21h horizon : x 200 ; partially coated quartz grains ; rounded black pellets of polymorphic organic matter + plant remains ; relatively porous horizon.*

PHOTO 4. — Horizon B22h : x 200 , grains de quartz et autres minéraux complètement couverts de revêtements organo-métalliques craquelés (matière organique monomorphe) ; horizon peu poreux. *B22h horizon : x 200 ; quartz grains and other minerals completely coated with cracked organo-metallic coatings (monomorphic organic matter) , weakly porous horizon.*

PHOTO 5. — Horizon d'accumulation d'argile : x 160 ; entre nœuds croisés ; les grains grossiers sont recouverts d'un revêtement anisotrope (= minéraux argileux) ; horizon peu poreux. *Clay accumulation horizon : x 160, between crossed nodules ; the coarse grains are coated with an anisotropic coating (= clay minerals) ; weakly porous horizon*



1. Capteur de ruissellement superficiel et d'érosion. *Surface runoff and erosion catchment.*
2. Capteur de ruissellement hypodermique à un niveau choisi en fonction du phénomène que l'on cherche à mettre en évidence (ici l'horizon B) *Subsurface runoff catchment placed at a level function of the event to be proved (here : horizon B)*
3. Protection amovible. *Detachable protection*

FIG. 3. — Collecteurs de ruissellement superficiel et hypodermique.
Subsurface and surface runoff collectors. D'après S. WICHREK. From S. WICHREK

- a) dans un milieu carbonaté alcalin (Na_2CO_3)
- b) dans un milieu complexant alcalin ($\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$) ;
- 3) les substances présentes sous forme solide et insolubles dans Na_2CO_3 et $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$.

Une solution Na_2CO_3 augmente le pH du milieu et provoque une dissociation plus grande des groupes acides et une augmentation de la solubilité. Une solution de $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ non seulement augmente le pH mais a un pouvoir complexant pour les cations polyvalents, qui sont alors extraits des complexes organo-métalliques. Cet effet s'ajoute à l'augmentation du pH et favorise la solubilisation encore plus poussée des substances organiques.

Protocole analytique

1) Le pH est mesuré sur la solution initiale. Si le pH est plus bas que 4, l'acidité totale est mesurée par titration jusqu'à pH 7.

2) La solution et la fraction solide (indiquée plus loin « solide ») sont séparées par centrifugation.

3) Dans la solution (filtrat) les éléments Na, K, Ca, Mg, Al, Fe et Si sont dosés directement par spectrométrie d'absorption atomique (AA). Les résultats sont exprimés sous forme atomique. P est dosé par colorimétrie avec le molybdate de Na sous forme réduite. Le résultat est exprimé en PO_4^{3-} . Le carbone organique (C.O.) est déterminé par une oxydation avec KMnO_4 , 0.0125 N dans un milieu acide (H_2SO_4). La teneur en C.O. est calculée en admettant une valence zéro pour C.

4) La fraction solide est séchée et pesée.

5) Elle est extraite avec 2 x 25 ml d'une solution de Na_2CO_3 1% ; dans l'extraire dosés K, Ca, Mg, Al, Fe et Si par (AA), C.O. avec KMnO_4 dans un milieu acide (H_2SO_4) (COTTENIE *et al.*, 1984). Les résultats sont exprimés en oxydes et indiqués : Na_2CO_3 .

6) Après l'extraction le résidu est traité avec 2 x 25 ml d'une solution de $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$, 0.1 M et les mêmes dosages sont exécutés. Les résultats sont exprimés en oxydes et indiqués : $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$.

7) Dans le solide insoluble dans Na_2CO_3 et $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ les teneurs en K, Ca, Mg, Fe sont déterminées par une attaque $\text{HF} + \text{HClO}_4 + \text{HNO}_3$; le résidu est repris avec HCl concentré ; les dosages se font par (AA) ; Al et Si sont déterminés par fusion avec Li_2CO_3 et H_3BO_3 ; le culot est repris avec HCl concentré et le dosage est fait par AA (INGAMELLS, 1966 ; OMANG, 1969). Tous les résultats sont exprimés en oxydes et indiqués : insoluble.

8) La différence entre le poids total et la somme des oxydes précités représente les teneurs cumulées de matière organique, Na_2O et H_2O de la fraction solide.

9) Après destruction de la matière organique avec H_2O_2 la composition minéralogique de la fraction minérale insoluble est déterminée par diffraction aux rayons X.

Expressions des résultats

Expressions des teneurs en éléments minéraux (Na, K, Ca, Mg, Fe, Al, Si et P). — La forme sous laquelle ces

éléments sont présents dans les différents constituants n'est pas connue avec certitude. En principe les cations sont présents sous forme ionique dans une solution. Mais ceci n'est pas vrai pour Fe et Al qui sont complexés par la matière organique. L'élément phosphore est présent sous différentes formes anioniques. Il est exprimé en PO_4^{3-} . Dans le solide, tous les éléments sont exprimés sous forme oxydes dans les extraits Na_2CO_3 , $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ et la fraction insoluble.

Calcul des teneurs en matière organique dans les différentes fractions.

— Le dosage de la matière organique est basé sur une oxydation du carbone en CO_2 , mais durant cette détermination les autres éléments présents dans la matière organique, surtout O et H, ne sont pas pris en considération. Pour obtenir la teneur en matière organique il faut multiplier le carbone organique dosé par un facteur qui donne la teneur en matière organique. Ce facteur tient compte de la teneur moyenne en carbone dans la matière organique du sol, qui varie entre 50 et 60 %. Nous appliquons le facteur 2, c'est-à-dire que nous considérons que la matière organique (M.O.) contient 50% de carbone organique (C.O.). Ce calcul est appliqué pour les filtrats et les extractions Na_2CO_3 et $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$. Dans la fraction solide insoluble la matière organique a été calculée par différence.

Si *a* est la quantité totale de solide et *b* la somme des éléments minéraux, la somme des éléments minéraux de la M.O. (qui est égale à C.O. $\times$ 2) dans les extractions Na_2CO_3 et $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$, la quantité d'éléments minéraux dans la fraction solide insoluble étant égale à *d*, alors la quantité en matière organique, $\text{Na}_2\text{O} + \text{H}_2\text{O}$ dans la fraction solide insoluble est égale à *c*.

$$c = a - (b + d)$$

RÉSULTATS

NIVEAU HYPODERMIQUE (FIG. 4)

Les résultats globaux sont présentés dans le tableau II, où l'existence de ruissellements hypodermiques apparaît clairement.

La quantité totale captée durant toute l'année est égale à 173,5 l sur une largeur de 5 m avec des fluctuations importantes selon l'époque de prélèvement. La teneur en solide transporté représente un total de 252 g. La concentration en solide varie pourtant entre des limites très larges : de 0.07 g/l en décembre jusqu'à 12.14 g/l fin août-début septembre.

Filtrat (ANNEXE - TAB. III)

Le pH varie entre 3.7 et 7.3, dénotant que la concentration en H_3O^+ libre varie avec un facteur de près de 10^4 . Le pH n'est corrélé ni avec la teneur en matière organique,

ni avec les teneurs en Fe et Al. Ceci suggère une neutralisation mutuelle entre les trois composés acides, les cations Fe et Al et les acides organiques par la formation de complexes organo-métalliques. Ce phénomène explique la présence de ces deux éléments dans des solutions à pH élevé. Les filtrats contiennent en effet une quantité appréciable de substances organiques. La diminution du pH jusqu'à 1 effectuée pour séparer les acides fulviques des acides humiques ne provoque nulle part une précipitation attestant que les substances hydrosolubles sont probablement des composés à poids moléculaire peu élevé.

La charge positive des cations basiques, qui sont présents en quantités appréciables, est neutralisée par d'autres acides organiques, par des phosphates et dans les filtrats à pH plus élevé que 5, peut-être par des HCO_3^- . L'anion HCO_3^- est en effet un produit de destruction de la matière organique. La concentration en Si varie entre des limites très larges et ne montre pas de corrélation avec la concentration des cations.

Extraction par le carbonate de sodium Na_2CO_3 (ANNEXE TAB. III)

La solution de Na_2CO_3 solubilise des quantités variables de cations K, Ca, Mg ainsi que Si. Les teneurs en K, Ca et Mg y sont moins élevées que dans les filtrats. Le rapport cations/Si dépasse pourtant ce même rapport dans les silicates. Ceci suggère que les cations et la silice dans l'extrait Na_2CO_3 ne sont pas dus à une solubilisation de silicates : les cations sont liés à la matière organique et Si est probablement présent sous forme $\text{Si}(\text{OH})_4$. Les teneurs correspondantes en C.O. varient, Fe et surtout Al forment une fraction importante de l'extrait. Considérant l'insolubilité de Fe_3^{3+} dans un milieu Na_2CO_3 il faut qu'il soit lié à la matière organique extraite. L'état de Al dans la solution est moins certain : le pH de la solution s'approchant du pK_2 de Al, il est possible que Al soit solubilisé sous forme anionique « aluminate ». Pourtant une certaine corrélation existe entre les teneurs en C.O. et Al et la teneur en Al ne dépasse jamais celle de C.O. Ces constatations suggèrent une liaison entre Al et la matière organique dans l'extrait Na_2CO_3 . Plusieurs études (HIGASHI *et al.*, 1981, Mc KEAGUE *et al.*, 1971)

montrent que les rapports atomiques C
Fe + Al

doivent dépasser 8 à 10, dans des complexes organo-métalliques, pour qu'ils restent solubles. Dans les extraits analysés ces rapports dépassent de loin ces seuils de solubilité.

Extraction par le pyrophosphate de sodium $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ (ANNEXE - TAB. III)

La solution de $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ provoque dans la plupart des échantillons une extraction plus poussée de M.O. et de Fe que la solution de Na_2CO_3 . En règle générale la quantité d'Al

extraite est plus basse. Ce résultat atteste l'effet décomplexant de ce sel sur les complexes organo-métalliques. Mais les complexes organo-métalliques renferment aussi une certaine quantité de K, Ca et Mg. L'extrait $\text{Na}_4 \text{P}_2 \text{O}_7$ contient aussi des teneurs variables en Si, qui est probablement présent sous forme de $\text{Si}(\text{OH})_4$, mais « enfermée » dans des agrégats organiques, qui ne sont pas solubilisés par le $\text{Na}_2 \text{CO}_3$.

Composition de la fraction insoluble dans $\text{Na}_2 \text{CO}_3$ et $\text{Na}_4 \text{P}_2 \text{O}_7$ (ANNEXE - TAB. III)

Cette fraction se compose d'une partie minérale et d'une partie organique. La première partie est dominée par SiO_2 qui compose au moins 80 % mais dépasse 95 % dans certains échantillons. La diffraction X montre une prédominance très nette de quartz, avec un peu de feldspaths, mais la présence d'autres minéraux cristallins n'est pas évidente. Les feldspaths ne contenant pas Fe et Mg, il faut admettre que ces éléments se trouvent liés à la matière organique ou font partie de minéraux amorphes. La teneur en matière organique de la fraction insoluble est variable mais en général ne dépasse pas 50 %.

Teneurs totales en éléments minéraux dans les effluents

Le tableau IV rapporte les quantités totales des éléments minéraux dans les différentes fractions durant les 4 périodes. L'insoluble constitue entre 63 et 98 % du total transporté ; les quantités d'éléments minéraux extraits dans $\text{Na}_2 \text{CO}_3$ et $\text{Na}_4 \text{P}_2 \text{O}_7$ sont toujours limitées. Le tableau V résume les teneurs des différents éléments minéraux dans les quatre fractions. Les quatre cations basiques prédominent largement dans les filtrats. Pourtant Fe, Al et Si sont présents aussi. Dans le $\text{Na}_2 \text{CO}_3$ et le $\text{Na}_4 \text{P}_2 \text{O}_7$ les teneurs en cations basiques diminuent nettement mais Fe et Al augmentent. Si est présent aussi. Dans l'insoluble les situations sont inversées. En valeurs absolues, les cations basiques sont importants mais Fe et surtout Al les dépassent de loin. Le plus frappant est la teneur élevée en Si qui constitue plus de 92 % de l'insoluble, ceci étant dû surtout à la présence de quartz et de feldspaths. Les quatre fractions, totalisant plus de 150 g, sont composées de plus de 88 % de Si, 4,3 % Al, 2,6 % Fe, la somme des cations basiques étant de 5,2 %. Le rapport élevé de Fe et Al relatif aux cations basiques exprime nettement le milieu podzolisé et la liaison entre ces éléments et la matière organique. Les quantités relativement élevées de

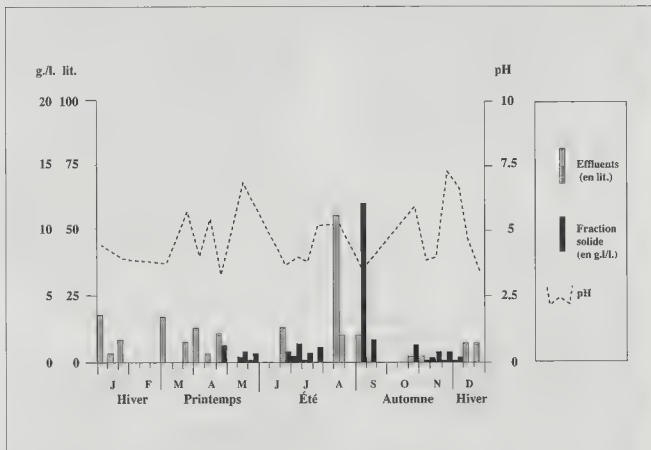


FIG. 4. — Échantillons hypodermiques. Volume total, fraction solide des effluents et pH.
Hypodermic samples. Total volume, solid fraction of the effluents and pH

ces deux éléments et surtout de Fe dans les solutions alcalines corroborent encore cette conclusion.

Teneurs des effluents en matière organique

Le tableau VI montre la distribution de M.O. dans les quatre fractions à partir de mai 1986. Le filtrat contient peu de substances organiques par rapport aux trois autres fractions. Les extractions avec Na_2CO_3 et $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ solubilisent des quantités importantes de substances organiques, mais la fraction insoluble est dominante dans les quatre périodes. Le total des substances organiques transportées par les effluents au niveau hypodermique durant la période du 22 avril jusqu'au 31 décembre, représente environ 100 g, ce qui correspond à 40 % du total acheminé. Pourtant dans la fraction insoluble, la teneur en matière organique est en moyenne nettement plus basse (TAB. VII) ce qui est dû à une solubilité plus grande des substances organiques dans les réactifs alcalins (TAB. VIII).

Récapitulation

La différence entre le comportement des cations basiques de Fe + Al et de la matière organique est frappante. Dans les filtrats les cations basiques dépassent partout les deux autres paramètres mais surtout Fe + Al. Ce point indique la solubilité élevée des cations basiques dans un milieu aqueux faiblement acide. Pourtant Fe + Al sont toujours présents quoiqu'en quantités limitées. Le filtrat contient aussi toujours des substances organiques solubles.

Dans l'extrait Na_2CO_3 les rapports entre les trois paramètres changent complètement, la matière organique étant toujours la plus importante, suivie de Al + Fe. Pourtant il y a toujours des quantités limitées de cations basiques. $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ extrait surtout de la matière organique mais moins de Fe + Al que le Na_2CO_3 . Les quantités de cations basiques sont comparables dans les deux extractions.

Dans la fraction solide insoluble, la prédominance de SiO_2 est due à la présence de quartz et de feldspaths. Comparée à SiO_2 la somme des cations est faible, bien qu'étant toujours présents. Un fait saillant est la quantité élevée de matière organique qui reste dans la fraction solide insoluble. Cette quantité dépasse en général la somme de la matière organique soluble et extractible. Ces résultats suggèrent que les substances organiques entraînées latéralement ne sont pas comparables aux substances organiques qui s'accumulent dans les horizons B de podzols et y forment des revêtements. En effet, ces dernières se solubilisent facilement dans des solutions alcalines. (DE CONINCK, 1980 ; RICH, 1977). L'insolubilité des substances organiques dans les effluents suggère ainsi que la matière organique est entraînée sous forme de particules solides, comme cela est d'ailleurs le cas pour le quartz et les feldspaths.

EFFLUENTS SUPERFICIELS

Présentation des résultats

Pour les effluents superficiels les quantités recueillies n'ont pas été relevées ce qui rend impossible un calcul des quantités totales acheminées vers la tourbière. Pour cette raison les résultats analytiques sont exprimés en concentration. Les moyennes calculées sont basées sur l'hypothèse que les quantités d'effluents sont identiques ce qui n'est certainement pas le cas : ces valeurs ne sont donc que des approximations mais ces analyses ont un intérêt réel pour les raisons suivantes :

- elles donnent la nature et la concentration approximative des différents constituants,
- elles permettent une comparaison avec la composition des effluents hypodermiques.

Teneur en solide (ANNEXE - TAB. IX)

La teneur en solide varie entre 0.07 et 2.49 g/l. Elle est moins importante que celle des échantillons hypodermiques pour les périodes correspondantes, à l'exception de trois. Mais il n'y a pas de corrélation directe entre les teneurs en solide aux deux niveaux.

Filtrat

Les pH et les acidités des filtrats correspondants ne montrent aucune corrélation entre le niveau superficiel et le niveau hypodermique : les pH au niveau hypodermique ont une tendance à être plus bas que ceux du niveau superficiel, avec pourtant des exceptions (TAB. IX). Les concentrations des différents composants varient fortement entre les quatre périodes (TAB. X). Durant la période 1 (hiver) les cations basiques sont peu représentés. Leurs concentrations augmentent de façon très nette en période 2 (printemps) pour diminuer ensuite durant la période 3 (été) et 4 (automne). Fe, Al et C.O. ne montrent pas cette tendance. Si est en très faible quantité dans tous les échantillons superficiels. Le pourcentage de matière organique dans le filtrat est sensiblement plus faible en surface qu'au niveau hypodermique. La comparaison avec les échantillons hypodermiques montre une concentration nettement moins élevée pour les cations basiques en surface. Fe et Al ont des teneurs comparables.

Extractions Na_2CO_3 et $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ (ANNEXE - TAB. XI)

Les concentrations des cations de Fe_2O_3 et de Al_2O_3 sont comparables dans les quatre périodes et dans les deux extractions. Le C.O., au contraire, extrait par Na_2CO_3 dépasse presque 10 fois celui extrait par $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$. Dans les effluents superficiels, il semble que la matière organique contienne des teneurs plus élevées en composés facilement solubles. La présence de cations basiques, de Fe_2O_3 et de Al_2O_3 indique que même en surface des composés organo-métalliques sont formés.

SiO_2 est présent dans les deux extraits, bien qu'il soit absent sous forme soluble. La comparaison avec les échantillons hypodermiques montre une différence frappante : Na_2CO_3 extrait beaucoup plus de matière organique en surface qu'au niveau hypodermique.

Solide insoluble (Annexe - TAB. XI)

Les concentrations d'éléments minéraux sont comparables dans les quatre échantillons prélevés, mais elles sont nettement plus faibles qu'au niveau hypodermique quoique SiO_2 prédomine ici aussi. La différence avec les échantillons hypodermiques est frappante : il y a 28 fois plus de SiO_2 en moyenne dans les derniers. La matière organique est plus abondante en surface.

Récapitulation

Le tableau XII donne un aperçu général des moyennes de concentrations dans les effluents hypodermiques et superficiels. Certains points ressortent clairement :

- Les teneurs en cations basiques K, Ca et Mg sont 2 à 3 fois plus élevées au niveau hypodermique, celles en Fe et Al le sont 4 à 5 fois plus.

- La différence la plus élevée se retrouve pour les teneurs en Si : les effluents hypodermiques en contiennent 25 fois plus que les effluents superficiels.

- Au contraire, la concentration absolue de matière organique est presque double en surface. Exprimée en pourcentage, elle fait plus de 94 % en surface et plus de 40 % au niveau hypodermique.

Eaux de Nappe

Les deux échantillons ont été prélevés le 18 octobre 1986 à 8 m (éch. 86/953) et à 12.5 m (éch. 86/954) du pied de versant dans la nappe de surface.

Teneur en solide (ANNEXE - TAB. XIII)

Les teneurs sont respectivement 1.38 et 6.68 g/l indiquant une grande variabilité dans la quantité de substances solides en suspension dans la nappe. Les valeurs de solide dépassent aux deux endroits la moyenne dans les effluents.

Filtrat (ANNEXE - TAB. XIII)

L'échantillon 86/953 près du versant est plus acide, avec plus de Fe, Al et M.O. sous forme soluble. Les teneurs en cations basiques atteignent plusieurs mg/l sans que les deux échantillons se distinguent nettement l'un de l'autre. Si est absent près du versant, mais le deuxième échantillon en présente une faible quantité. Le pH et l'acidité semblent être dus à l'interaction de Fe, Al et M.O.

Extractions Na_2CO_3 et $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ (ANNEXE - TAB. XIII)

Les deux solutions extraient sensiblement plus de cations basiques et de Al de l'échantillon 2, mais l'échantillon 1 donne 10 fois plus de Fe, Si n'est pas solubilisé. $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ solubilise plus de M.O. que Na_2CO_3 dans les deux cas.

Fraction solide insoluble (ANNEXE - TAB. XIII)

Cette fraction se compose surtout de SiO_2 et de M.O. Mais leurs quantités absolues sont plusieurs fois plus importantes dans l'échantillon 2. SiO_2 est présent surtout sous forme de quartz et de feldspaths qui semblent être englobés dans les flocons de M.O. en suspension dans les eaux de nappe.

Discussion, comparaison avec les effluents (ANNEXE - TAB. XII-XIV)

Les concentrations totales en cations basiques sont beaucoup plus élevées à plus grande distance du versant. Les quantités totales de Fe sont sensiblement égales, mais la distribution entre les fractions diffère, l'échantillon 86/954 ayant Fe surtout dans l'insoluble : ceci est vraisemblablement dû au pH plus élevé. Al total dans l'échantillon 86/954 dépasse de loin celui de l'échantillon 86/953, mais la différence se situe surtout dans l'insoluble. M.O. et Si ont aussi des concentrations plusieurs fois plus grandes plus loin du versant mais l'augmentation se situe surtout dans la fraction insoluble. Une conclusion importante est que la différence de 4 m entre les deux échantillonnages est suffisante pour obtenir une constitution d'eau de nappe tout à fait différente. Ces différences suggèrent aussi un mouvement très lent de la nappe. L'expression de la concentration en nmoles (TAB. XIV) permet de mieux se rendre compte que la somme des cations dépasse Immoles/l ce qui représente une concentration élevée dans un milieu naturel. Le total des cations basiques en solution vraie dépasse aussi 1 mmole/l aux deux endroits. Ceci correspond à une concentration dans un milieu eutrophe. La comparaison avec la composition des effluents indique que les teneurs en cations basiques dans l'échantillon près du versant se rapprochent de la composition des effluents hypodermiques mais ces teneurs s'accroissent fortement à plus grande distance du versant. Al montre une évolution semblable. Fe, au contraire, est comparable dans les trois cas (hypodermique, 8 m du versant, 12.5 m du versant). En ce qui concerne Si et M.O., leurs teneurs sont comparables au niveau hypodermique et près du versant, mais elles augmentent plusieurs fois à plus grande distance du versant, surtout sous forme insoluble. La composition de la matière organique semble subir une évolution : la solubilité en Na_2CO_3 diminue et la fraction insoluble augmente du niveau superficiel, vers le niveau hypodermique et dans la tourbière avec la distance du versant.

DISCUSSION GÉNÉRALE

CONSTITUANTS PRÉSENTS DANS LES EFFLUENTS

Différents constituants se retrouvent dans les effluents : des cations métalliques (Na, K, Ca, Mg, Fe, Al) ; de la silice ; parfois des anions minéraux, phosphates et bicarbonates ; des substances organiques.

PROPRIÉTÉS ET DISTRIBUTION DES CONSTITUANTS

Les cations métalliques et Si

1) K et Mg : quand ils sont sous forme ionique ils sont solubles. Leur présence dans le solide ne peut donc s'expliquer que par une liaison dans des composés insolubles : silicates ou substances organiques. Tenant compte du rapport moyen entre ces éléments et la silice dans les silicates, il faudrait que dans certains échantillons au moins 10 % de la fraction minérale soient composés de silicates -K et -Mg. Mais ces teneurs apparaîtraient par diffraction X. Il semble donc que K et Mg sont liés à la matière organique.

2) Al, Ca et Na : ces trois éléments sont normalement présents dans les feldspaths, dont on observe la présence dans les spectres X. Pourtant dans ces minéraux un rapport pondéral Al/Ca normal peut difficilement dépasser 2 à 3. Dans la plupart des analyses ce rapport est beaucoup plus élevé, dépassant souvent 10. Une conclusion logique est qu'une fraction importante de Al est liée à la matière organique ou présente sous forme amorphe. Pour Ca et Na, la présence de feldspaths n'exclut pas qu'une partie soit liée à la matière organique.

3) Fe : la discussion de la forme de Fe pose des problèmes :

a) Il se pourrait que Fe soit présent sous forme réduite et ionique durant le transport de l'effluent, mais qu'il s'oxyde et précipite dans le récepteur. Pourtant un tel dépôt aurait une couleur brunâtre. La présence d'une couleur brunâtre n'a pourtant jamais été observée, excluant que ce processus soit d'une importance considérable.

b) Si le Fe de la fraction insoluble était présent sous forme de silicates, il faudrait retrouver des silicates dans la diffraction. Ceci n'est pas le cas.

4) Si : cet élément est présent dans le quartz et les feldspaths de la fraction insoluble. L'acide silicique Si(OH)_4 se forme probablement dans les filtrats et les extractions.

Conclusion : il semble que K, Mg, Al, Ca et Fe sont liés principalement à la matière organique dans la fraction insoluble lors des extractions avec Na_2CO_3 et $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$.

Il est important de noter que l'eau de nappe dans la tourbière n'est pas pauvre en cations basiques sous forme solubles ou liés à la matière organique, comme on l'admet en général pour les tourbières acides. Leur somme totale représente en effet plus d'une mmole/l.

Les phosphates et bicarbonates

Quand ils sont présents, ils forment des sels solubles ou insolubles avec les cations.

Les substances organiques

La quantité des cations métalliques dépassant partout celle des anions minéraux (phosphates et bicarbonates), il faut que les substances organiques soient des anions pour compenser la charge positive des cations métalliques. La composition des substances organiques varie entre des limites très larges, puisqu'elles se retrouvent sous forme :

- soluble dans l'eau,
- soluble dans Na_2CO_3 ,
- soluble dans $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$,
- insoluble.

Acidité et complexation

Les effluents et l'eau de nappe contiennent deux sortes de constituants qui sont des acides potentiels : les substances organiques et les cations Al et Fe.

La matière organique contient toujours un certain nombre de groupes acides et complexants mais l'acidité potentielle de ces groupes acides peut être balancée par des cations. Si ces cations ne composent pas des acides à leur tour, l'acidité est neutralisée. Si une partie de l'acidité n'est pas échangée ou est échangée par les cations Fe et/ou Al, il reste une acidité potentielle, qui provoque un pH acide et une acidité totale. Ce phénomène se produit dans une partie des effluents et dans l'eau de nappe de la tourbière. On peut donc conclure que l'acidité dans la tourbière n'est pas due à une absence de cations basiques, comme on est enclin à l'admettre en général. La raison de l'acidité est la conséquence d'une quantité trop élevée de substances organiques par rapport aux cations basiques.

Conclusion

Les constituants des effluents peuvent être subdivisés en trois fractions :

- une fraction soluble composée surtout de sels solubles de cations métalliques et d'anions organiques, ainsi que de Si(OH)_4 ;
- une fraction insoluble ayant les mêmes composants ;
- une fraction insoluble formée par des minéraux cristallins, surtout du quartz et des feldspaths.

Comparaison des processus de transport dans les effluents et dans la pédogenèse normale

Dans les conditions d'un climat humide tempéré deux formes d'horizon d'accumulation peuvent se constituer : un horizon d'accumulation d'argile, un hori-

zon d'accumulation de substances organiques ou organo-métalliques.

- *La formation d'un horizon d'accumulation d'argile* est due à une migration de colloïdes minéraux composés de silicates phylliteux avec une charge de surface négative. Il n'y a pas l'indication que du quartz ou d'autres silicates, comme des feldspaths, prennent part à la formation de tels horizons.

- *La formation d'un horizon d'accumulation de substances organiques ou organo-métalliques* est le résultat de la migration de colloïdes organiques, mais la composition des solutions peut varier entre des limites très larges : des substances organiques simples formant des solutions vraies limpides jusqu'à des suspensions contenant des colloïdes visibles à l'œil nu. Si nous comparons ces données avec la composition de l'effluent, il est évident que le solide insoluble et surtout la fraction minérale ont une composition qui diffère complètement de la fraction qui migre normalement dans les sols. La dominance de quartz et l'absence de minéraux argileux cristallins dans la fraction insoluble suggèrent que le transport de particules solides le long de la pente n'est pas comparable au transport d'argile durant la formation d'un horizon argillique. Deux hypothèses peuvent être envisagées pour le transport du quartz :

1) Le courant d'eau développe une force suffisante pour entraîner des grains très fins de quartz

2) Les grains de quartz sont englobés dans des particules de matière organique.

Dans la plupart des flacons, contenant les échantillons, un dépôt noir est présent. Ce solide peut faire partie du matériau transporté ou peut se former après l'arrivée de l'effluent dans le récipient de collecte. La couleur noire dominante des dépôts sans la présence visible de grains de quartz semble confirmer la seconde hypothèse. Une étude microscopique sera exécutée ultérieurement pour justifier cette hypothèse. La présence de quartz dans des particules organiques infirme la possibilité de floculation des colloïdes après l'arrivée dans le récipient ; en effet si les colloïdes flocculaient à ce moment, le quartz ne serait pas englobé dans les colloïdes mais formerait un dépôt séparé de couleur gris pâle.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

PÉDOLOGIE

Cette étude a prouvé l'existence d'un transport important de substances à partir des buttes sableuses vers la tourbière : le transport a été constaté à deux niveaux :

- en surface,

- au niveau du drainage hypodermique de l'horizon d'accumulation du podzol développé sur les buttes.

L'analyse des effluents durant l'année 1986 a montré que ces effluents contiennent des substances en solution et des substances entraînées sous forme solide. Le volume des effluents et leur composition varient de façon considérable suivant le niveau d'acheminement et durant l'année. Les produits présents dans les effluents peuvent se diviser en trois fractions :

- des sels solubles de cations métalliques avec surtout des anions organiques et peu de phosphates et de bicarbonates ainsi que $\text{Si}(\text{OH})_4$;

- des sels insolubles ayant les mêmes composants ;

- des minéraux cristallins, quartz et feldspaths.

L'acidité des effluents varie fortement, le pH s'étalant entre 3.3 et 7.3. La présence de cations métalliques et de $\text{Si}(\text{OH})_4$ indique que la destruction des silicates dans les sols sur les buttes continue de façon notable. Cette altération se fait sous l'effet des substances organiques acides et complexantes produites par la transformation des résidus végétaux dans les sols.

Le transport du quartz et de feldspaths et l'absence de quantités décelables de silicates phylliteux est un phénomène surprenant. Il suggère que le courant d'eau développe une force suffisante pour entraîner des particules fines qui ne sont pas peptisées. Les eaux de nappe dans la tourbière sont riches en cations basiques, mais contiennent en même temps des quantités importantes de Fe, d'Al et de substances organiques, partiellement en suspension, ainsi que du quartz et des feldspaths. L'acidité prononcée de ces eaux n'est pas la conséquence de l'absence de cations basiques mais d'un excès de matière organique de Fe et d'Al, qui constituent des acides. La tourbière constitue en fait un milieu acide eutrophe.

VÉGÉTATION

Au terme de cette étude, il apparaît que des substances acides sont effectivement entraînées vers l'aval de la lande, en particulier au niveau du drainage hypodermique.

On peut donc penser que l'accumulation de telles substances dans des sites topographiques adéquats puisse progressivement acidifier le substrat de telle sorte qu'il devienne favorable à l'implantation des Sphaignes.

D'après TOUFFET (1969) la croissance des Sphaignes est maximale dans des solutions légèrement plus concentrées en cations que les eaux habituelles de tourbière et elles peuvent s'implanter dans de telles conditions. Cependant, pour qu'elles puissent y prospérer, il est nécessaire qu'elles acidifient le milieu par des mécanismes d'échanges d'ions et ceci d'une manière permanente. Les analyses réalisées par cet auteur sur différentes espèces de Sphaignes du Massif armoricain montrent que les teneurs de ces végétaux en éléments minéraux varient de 1.8 à 7.6 % du poids

sec et sont plus importantes pour les espèces aquatiques ou semi-aquatiques.

Une fois les Sphaignes installées, l'acidification peut s'amplifier grâce à la matière organique produite, capable de capter une grande quantité de cations par adsorption. Les Sphaignes jouent le rôle d'échangeurs d'ions en adsorbant des cations basiques en échange de H_3O^+ qu'elles libèrent dans le milieu. D'autres espèces plus acidophiles peuvent alors prendre le relais. Lorsque les peuplements de Sphaignes sont constitués, l'influence de la lande deviendrait négligeable puisque l'acidité peut être auto-entretenu par les Sphaignes.

Il reste à évaluer l'importance du phénomène d'acidification et son impact effectif dans le changement de pH permettant l'installation des espèces pionnières. D'autre part, les eaux de drainage hypodermique doivent garder une certaine indépendance par rapport aux eaux de la nappe puisque dans certaines stations les Sphaignes se développent sur la marge de tourbières alcalines comme si ces eaux chargées de substances organiques acidifiantes flottaient au dessus de la nappe minéralisée. Il conviendrait aussi d'évaluer le devenir de ces eaux de drainage hypodermique.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Mesdames M.O. BOISSIER, M. MEKHARCHI, Monsieur G. CHENE du laboratoire de Biogéographie ENS Fontenay/Saint-Cloud, ainsi que les techniciens de l'Institut de Géologie de Gent, Belgique, pour leur collaboration technique.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREUX, F. 1978 - *Etude des étapes initiales de la stabilisation physico-chimique et biologique d'acides humiques modèles*. Thèse de doctorat, Université de Nancy. 174 p
- BOCK, C. & GREGOIRE, F. 1986 - Observations sur la vague de froid de janvier-février 1985 dans la région de Cessières (02 Aisne). *Hommes et Terres du Nord*, 4, 262-270
- BOURNERIAS, M. 1963 - Le marais de Cessières-Montbavin (Aisne). Essai de détermination objective de groupements végétaux. *Cah. Nat. Paris*, N.S. 19, 4, 81-113
- BOURNERIAS, M. 1968 - *Guide des groupements végétaux de la région parisienne*. SEDES, Paris, 290 p
- BOURNERIAS, M. 1973 - Influence des landes oligotrophes sur les groupements végétaux voisins, leurs conséquences quant à la conservation de biotopes et biocénoses rares ou relictuels. In : *Colloque international sur la végétation des landes d'Europe occidentale (Nardo-Callunetea)*. La Lité, octobre 1973.
- BOURNERIAS, M. 1984 - Les tourbières de Cessières - Montbavin I : L'environnement en Picardie Actes Colloque AMBE, Picardie : 101-104
- COTTENIE, A., VELGHE, G.P. & DHAESE, A. 1984 - *De chemische analyse van water*. Fakulteit lambdow wetenschappen Rijksuniversiteit Gent, 88 p.
- DE CONINCK, F. 1978a - Physico-chemical aspects of pedogenesis. *Lecture notes, ITC* Gent
- DE CONINCK, F. 1978b - General chemistry for soil scientists. *Lectures notes, I.T.C.* Gent
- DE CONINCK, F. 1980 - Major mechanisms in formation of spodic horizons. *Geoderma*, 24, 101-108
- DE CONINCK, F., RIGHI, D., MAUCORPS, J., & ROBIN, A. M. 1974 - Origin and micromorphological nomenclature of organic matter in sandy Spodosols. *Soil Microscopy*. In : *Proc 4th Working Meeting on Soil Micromorphology*. Ed. G.K. Rutherford. The Limestone Press, Kingston, Ontario, 263-280.
- DUCHAUFOUR, Ph 1977 - *Pédologie 1. Pédogenèse et classification*. Masson, Paris, 477 p
- GREGOIRE, F. & MEKHARCHI, M. 1987 - Un réseau stationnel en milieu tempéré de plaine : Cessières (02 - Aisne). Nuances locales et significations régionales. In : *Actes du Colloque « journées de Climatologie »*, Dijon, 20-22 novembre 1986, 231-241.
- GUERIN, B. & MAUCORPS, J. 1972 - *Livret guide de l'excursion du Comité Scientifique du Service d'Etude des Sols et de la Carte pédologique de France. Caries des sols à 1/100 000ème de Laon et de Saint-Quentin*. INRA-SESCPE, 172 p.
- HAYES, M.H.B. & SWIFT, R.S. 1978 - The chemistry of soil organic colloids. In : *the chemistry of soil constituents*. Ed. Greenland D.J. and Hayes M.H.B. John Wiley & Sons. Chichester, New York, 179-320
- HIGASHI, T., DE CONINCK, F. & GALAUDE, F. 1981 - Characterization of some spodic horizons of the Campine (Belgium) with dithionite-citrate, pyrophosphate and sodium hydroxide-tetraborate. *Geoderma*, 25, 131-142
- INGAMELLS, C.D. 1966 - Absorptionmetric methods in rapid silicate analysis. *Anal. chim. Acta*, 38, 9, 1228-1234
- MCKEAGUE, J.A. & BRYDON, J.E. - IN MILES, N.N., 1971 - Differentiation of forms of extractable iron and aluminum in soils. *Soil Sci. Am. Proc.* 35, 33-38
- MILLOT, G. 1964 - *Géologie des argiles*. Masson Paris, 499 p.
- MORAND, F. 1971 - Premières recherches mésologiques en Laonnois (Aisne). *BAGF*, n° 387-388, 91-115.
- MORAND, F. & BARTHELEMY, L. 1975 - Sur quelques taxons guides de l'histoire récente de la végétation de la France des Plaines. Relations avec les défrichements *Centre de Recherches et d'Enseignements de Cessières, Notes et Cahiers*, N.S., 8, 29 p.
- MORAND, F., & WICHEREK, S. 1987 - Douze parcelles de mesure d'érosion sur un versant de la France des Plaines : l'exemple de Cessières (1977-1983). In *Processus et mesure de l'érosion*. Ed. du CNRS, 1987, 271-290
- OMANG, S.V. 1969 - A rapid fusion method for decomposition and comprehensive analysis of silicates by atomic absorption spectrophotometry. *Anal. Chim. Acta*, 46, 225-230.
- RIGHI, D. 1977 - *Genèse et évaluation des podzols et des sols hydromorphes des Landes du Médoc*. Thèse de doctorat, Université de Poitiers. 144 p
- SAJALOLI, B. 1986 - 1975-1985 : 10 ans de vie de la nappe phréatique au sein de l'impluvium acide de Cessières. (02 Aisne) *Hommes et Terres du Nord*, 4, 271-276
- SOIL SURVEY STAFF 1975 - *Soil taxonomy*, U.S. Dept. Agr. Handbook 436, U.S. Govt Printing Office, Washington, D.C. 754 p.
- TOUFFET, J. 1969 - *Les Sphaignes du Massif Armorican, Recherches phytogéographiques et écologiques*. Thèse d'Etat, Université de Rennes, Botanic Rhedonica, série A, 6, 357 p, 7 planches.
- VAN LEEUWEN, C.G. 1966 - A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation *Rivon-Commun*, 219, Wentia 15, 25-46.

WICHEREK, S. 1988. Les relations entre le couvert végétal et l'érosion en climat tempéré de plaines. Exemple : Cessières (Aisne - France). *Zeitschrift für Geomorphologie*, H3, 32, 339-350.

WICHEREK, S. 1990. Paysages agraires, couverts végétaux et processus d'érosion en milieu tempéré de plaines de l'Europe de l'Ouest. *Soil Technology, Catena*, V. 3, 199-208.

ANNEXE

TABLEAU I. — Résultats analytiques du profil P₁.
Analytic results of profile P₁

Profil 1	CFC mg/100 g	Acidité		pH H ₂ O	Fe ₂ O ₃ %	C.O. %	Texture				
		H	Al				<2 µm	2-50 µm	50-100 µm	100-250 µm	>250 µm
O1	72,80	1,58	0,44	4,10	0,13	22,92	5,20	9,70	7,20	72,15	5,75
A1	9,36	1,61	0,82	4,00	0,08	3,53	2,53	6,11	7,65	72,10	11,65
F	7,56	0,38	0,25	4,80	0,06	0,49	1,64	3,71	9,70	75,90	9,05
B ² 1h	23,92	4,80	3,62	3,80	0,62	3,60	5,38	5,72	10,70	66,75	11,95
B ² 2hs	23,04	4,43	3,62	4,20	0,58	3,15	4,87	10,18	9,35	64,50	11,10
B ² 3s	7,80	2,56	2,36	4,60	0,62	0,97	4,17	1,63	7,65	85,05	1,50
lum	9,84	3,42	3,27	4,70	1,45	1,36	7,12	7,03	11,30	67,80	6,75
C	6,00	0,74	0,76	5,00	0,76	6,05	1,78	1,57	7,55	88,75	0,35
B2t	7,12	5,10	4,49	4,40	1,65	0,14	5,17	1,88	6,65	76,00	0,30

TABLEAU II. — Bilan des ruissellements et des débits solides sur une parcelle expérimentale de 100 m² (5 X 20 m) ayant pour couverture végétale de la *Calluna*.
Total quantities of liquid and solid transport on an experimental field of 100 m² (5 x 20 m) with a Calluna vegetation
Remarque : ruissellement en % exprimé par rapport aux précipitations. Remark : liquid transport in % of precipitations.

Périodes	Précipit. en mm	Ruissellement superficiel			Ruissellement hypodermique		
		en litres	en %	solide en g	en litres	en %	solide en g
Hiver	237,40	80,00	0,34	0,00	39,35	0,17	1,70
Printemps	280,00	40,00	0,14	0,00	48,10	0,17	11,00
Été	152,30	63,50	0,42	14,00	69,45	0,46	111,60
Automne	197,50	95,40	0,48	0,00	16,60	0,03	127,60
Année	867,20	278,90		14,00	173,50		251,90

TABLEAU III. — *Echantillons hypodermiques* : valeurs annuelles, pas de dosages de carbone organique avant le 02 mai 1986

- filtrat : quantités totales (en mg) présentes dans les volumes recueillis, d'éléments exprimés en ions
- excepté P sous forme PO_4 - et de carbone organique ; somme des cations et de Si

Remarque : les tests sur la présence de Cl^- et SO_4^{2-} sont partout négatifs.

- extraction Na_2CO_3 et extraction $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$; quantités totales (en mg)
d'éléments en oxydes présents dans les volumes recueillis

- fraction solide insoluble dans Na_2CO_3 et $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$; quantités totales d'éléments (en oxydes)
présents dans les volumes recueillis en mg et en % de la fraction solide.

Hypodermic samples : annual values, no determinations of organic carbon before 02 05 1986

- filtrate, total quantities (in mg) present in the collected volumes, of elements in ions

- except P as PO_4 - and organic carbon (C.O.) ; sum of cations and Si

Remark : tests on presence of Cl^- and SO_4^{2-} are every where negative

- Na_2CO_3 and $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ extractions : total quantities of elements (in oxides)
present in the collected volumes in mg and in % of the solid fraction

	Na	K	Ca	Mg	Tot.Cat.	Fe	Al	Si	PO4	C.O.
Filtrat	792	1 623	1 409	356	4 179	113	99	327	190	2 071
	K2O		CaO	MgO	Tot.Cat.	Fe2O3	Al2O3	SiO2	PO4	C.O.
Extraction Na_2CO_3	0	222	358	93	673	551	1 134	424	0	4 560
Extraction $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$	0	20	163	110	293	236	109	0	0	4 051
Solide insoluble (mg)	0	1 428	922	467	2 817	3 122	5 293	136 199	0	41 838
Solide insoluble (%)	0,00	0,44	0,25	0,13	0,28	1,08	1,50	43,39	0,00	48,36

TABLEAU IV. — *Echantillons hypodermiques*

- sommes des éléments minéraux (Na, K, Ca, Mg, Fe, Al, Si et PO_4) en ions dans le filtrat et en oxydes dans Na_2CO_3 , $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ et insoluble ;
totaux des éléments minéraux dans les effluents ; % de la somme des éléments minéraux dans le filtrat et dans le sol. de insoluble

Nota : pas d'analyses de $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ et d'insoluble avant le 02-05-86 et pour la période hivernale

Hypodermic samples

- sums of mineral elements (Na, K, Ca, Mg, Fe, Al, Si et PO_4) in ions in filtrate and in oxides in Na_2CO_3 , $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ and insoluble fraction ;
total of mineral elements in effluents ; % of sum of mineral elements in filtrate and in insoluble solid

Remark : no analyses of $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ and of insoluble fraction before 02 05 1986, and during winter

Periodes	Filtrat	Na_2CO_3	$\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$	Insoluble	Total	% Filtrat	% Insoluble
Hiver	1697,32	434,72	43,43	-	-	-	-
Printemps	1679,17	869,51	59,25	4454,38	7062,31	23,78%	63,07%
Été	1008,11	911,77	416,92	62732,44	65069,24	1,55%	96,41%
Automne	479,05	497,30	176,93	80213,84	81367,12	0,59%	98,58%
Total	4863,65	2713,30	696,53	147400,66	153498,67	8,64%	86,02%

TABLEAU V. — *Echantillons hypodermiques* : quantités des éléments minéraux (en mg) dans les différentes fractions (1986).

Hypodermic samples - total quantities (in mg) of mineral elements present in the collected volumes (1986)

	Na	K	Ca	Mg	Fe	Al	Si
Filtrat	776	1 623	1 410	355	114	98	329
Na_2CO_3	0	222	368	91	551	1 134	424
$\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$	0	20	164	110	236	109	74
Insoluble	0	1 416	913	462	3 096	5 230	134 491
Total	776	3 281	2 855	1 018	3 997	6 571	135 318

TABLEAU VI. — *Echantillons hypodermiques* : - quantités (en mg) de matière organique (C.O. x 2) dans filtrat, Na_2CO_3 et $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$; matière organique (M.O.) + Na_2O + H_2O dans insoluble ; quantités totales (en mg) de M.O. dans les effluents.

Nota : pas d'analyses avant le 02 mai 1986

Hypodermic samples :

- total quantities (in mg) of organic matter (C.O. x 2) present in the filtrate, Na_2CO_3 and $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$; organic matter (M.O.) + Na_2O + H_2O in the insoluble fraction ; total quantities (in mg) of M.O. in the effluents
Remark : no determinations before 02.05 1986.

Quantités (en mg) de M.O. (CO ₂) dans filtrat (1)	798
Quantités (en mg) de M.O. (CO ₂) dans Na_2CO_3 (2)	4 560
Quantités (en mg) de M.O. (CO ₂) dans $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ (3)	4 051
Quantités totales 1+2+3 (en mg)	9 409
Quantités (en mg) de M.O. (CO ₂) dans insoluble (4)	83 675
Quantités totales 1+2+3+4 (en mg)	102 493

TABLEAU VII — *Echantillons hypodermiques* .

Nota : pas d'analyses avant le 02-05-1986 et pour la période hivernale.

Hypodermic samples :

Remark : no determinations before 02.05 1986 and during winter

Fraction solide (en g) (1)	249.40
Quantités totales des oxydes de K, Ca, Mg, Fe, Al, et Si dans Na_2CO_3 , $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ et insoluble (en g) (2)	149.50
M.O. totale (CO ₂) dans Na_2CO_3 et $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ (en g) (3)	16.20
M.O. totale dans insoluble (4 - 1. (2+3)) inclut aussi H ₂ O et Na ₂ O présents dans le solide (en g)	83.70
% de la matière organique dans la fraction solide	26.80

TABLEAU VIII. — *Echantillons hypodermiques* :

Nota : pas d'analyses avant le 02 juin 1986

Hypodermic samples :

Remark : no analyses before 02.06 1986

Quantité totale (en g) des éléments minéraux Na, K, Ca, Mg, Fe, Al, Si et PO ₄ dans les effluents (1)	151.2
Quantité (en g) de M.O. dans les effluents (2)	101.0
Total (3=1+2) (en g)	252.2
% de M.O. par rapport au total (4)	45.6

TABLEAU IX. — *Echantillons superficiels et hypodermiques* - teneur en solide (en g/l), pH et acidité (en meq/l) des filtrats.

Superficial and hypodermic samples :
 - contents in solid (in g/l, pH and acidity (in meq/l) of filtrates.

Date	Solide		pH		Acidité	
	superf.	hypoderm.	superf.	hypoderm.	superf.	hypoderm.
2/5/86	0,56	1,06	3,40	3,30	0,66	1,15
19/8/86	0,62	1,81	5,80	5,30	-	-
1/9/86	0,69	-	5,30	-	-	-
10/9/86	2,21	12,14	6,10	3,50	-	-
31/10/86	2,20	1,26	4,40	6,00	0,44	-
10/11/86	1,24	0,12	6,40	3,90	-	1,70
20/11/86	0,40	0,62	5,60	4,00	-	-
11/12/86	0,07	0,31	4,40	6,80	-	-
22/12/86	0,50	0,11	5,70	4,60	-	-
2/1/87	2,49	0,07	6,00	3,50	-	4,60

TABLEAU X — *Echantillons superficiels* — filtrat : concentration (en mg/l) des éléments en ions et de carbone organique, somme des éléments minéraux
Nota : pas d'analyses avant le 02 mai 1986

Superficial samples
 - filtrate : concentration (in mg/l) of the elements in ions and of organic carbon (C.O.) : sum of the mineral elements.
Remark : no analyses before 02.05.1986.

Périodes	Na	K	Cu	Mg	Fe	Al	Si	Total	C.O.
<i>Hiver</i>	1,03	1,90	0,80	0,09	0,84	0,16	0,10	4,92	9,60
<i>Printemps</i>	10,39	7,57	11,75	1,96	0,21	0,82	0,10	32,80	6,00
<i>Été</i>	5,29	6,30	3,45	0,97	0,42	0,84	0,10	17,37	5,00
<i>Automne</i>	3,03	3,21	1,39	0,21	1,21	0,72	0,17	9,94	15,48
<i>Moyenne</i>	4,94	4,75	4,35	0,81	0,67	0,64	0,12	16,26	9,02

TABLEAU XI — *Echantillons superficiels* : valeurs annuelles

- extraction Na_2CO_3 ; éléments minéraux (en oxydes) ;
 carbone organique et somme des éléments minéraux (en mg/l).
Nota : pas d'analyses avant le 02 mai 1986 et pas d'analyses de SiO_2 avant octobre 1986.
 - extraction $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$; éléments minéraux (en oxydes) ; carbone organique et somme des éléments minéraux (en mg/l).
Nota : pas d'analyses avant le 02 mai 1986 et pas d'analyses régulières de carbone organique.
 - fraction solide insoluble, éléments minéraux (en oxydes) et somme des éléments minéraux (en mg/l)
Nota : quatre échantillons seulement.

Superficial samples : annual values
 - Na_2CO_3 extraction ; mineral elements in oxides ; organic carbon (C.O.) and sum of mineral element (in mg/l).
Remark : no analyses before 02.05.1986, and no analyses of SiO_2 before october 1986
 - $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ extraction ; mineral elements in oxides ; organic carbon (C.O.) and sum of mineral element (in mg/l)
Remark : no analyses before 02.05.1986, and no regular determinations of organic carbon
 - insoluble solid fraction ; mineral elements in oxides and sum of mineral element (in mg/l)
Remark : four samples only

	K ₂ O	CaO	MgO	Fe ₂ O ₃	Al ₂ O ₃	SiO ₂	C.O.	Somme min.
<i>Extraction Na₂CO₃</i>	0,44	1,19	0,17	1,14	3,93	1,50	129,38	7,54
<i>Extraction Na₄P₂O₇</i>	0,16	1,65	0,76	1,61	1,10	2,57	13,87	7,84
<i>Solide insoluble</i>	0,44	0,20	0,18	1,84	1,87	27,81		32,33

TABLEAU XII. — *Echantillons superficiels et hypodermiques* :
 - total des éléments minéraux (en oxydes) dans fraction insoluble (en mg/l).

Nota : quatre échantillons seulement.

Superficial and hypodermic samples :
 - total of mineral elements in oxides in soluble fraction (in mg/l)
Remark : four samples only

	Na		K		Ca		Mg		Fe		Al		Si		Σ min. in.		M.O.		Σ min. + org.	
	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%
<i>Superficiel</i>																				
<i>Filtrat</i>	4,9	44,1	4,7	43,3	4,3	38,7	0,8	7,2	0,7	6,3	0,6	5,4	0,1	-	6,1	38,1	1,8	61,9	34,1	
<i>Na₂CO₃</i>	0,4	5,8	1,2	14,6	0,2	2,4	1,1	13,2	3,9	47,0	1,5	18,1	8,3	3,1	258,0	96,9		266,3		
<i>Na₄P₂O₇</i>	-	-	0,2	2,5	1,6	20,2	0,8	10,3	1,6	20,3	1,1	3,9	2,6	32,9	7,9	20,0	28,0	80,0	35,9	
<i>Insoluble</i>			0,4	2,2	0,2	0,6	0,2	0,6	1,8	5,6	1,9	5,9	27,8	86,1	32,3	4,0	762,0	96,0	794,3	
<i>Total</i>	4,9	44,1	5,7	8,9	7,3	11,3	2,0	3,1	5,2	8,1	7,5	11,6	32,0	49,5	64,6	5,7	1066,0	94,3	130,6	
<i>Hypodermique</i>																				
<i>Filtrat</i>	4,5	16,5	9,3	34,0	8,1	30,0	2,0	7,5	0,7	2,4	0,6	2,0	1,9	6,9	27,1	53,4	23,7	46,6	50,8	
<i>Na₂CO₃</i>	-	-	1,3	7,9	2,1	2,9	0,5	3,3	3,1	19,8	6,5	40,7	2,4	15,2	5,9	20,1	52,0	19,9	67,9	
<i>Na₄P₂O₇</i>	-	-	0,1	2,8	0,9	23,0	0,6	15,5	1,3	3,3	0,6	5,4	0,4	9,7	3,9	8,0	46,0	92,0	49,9	
<i>Insoluble</i>			8,2	1,0	5,3	0,6	2,7	0,3	17,8	2,1	30,2	36,0	778,0	92,4	842,2	63,8	478,0	36,2	1320,2	
<i>Total</i>	4,5	0,1	8,9	2,1	16,4	1,8	5,8	0,7	22,9	2,6	37,9	4,3	782,7	88,5	889,1	59,5	599,7	40,5	1488,8	

TABLEAU XIII — Analyses de l'eau de la Tourbière

1 : solide en g/l, acidité en meq/l, teneurs en ions (mg/l)
 2, 3, 4 et 5 : teneur des éléments en oxydes (mg/l)

Waterbale analyses in the bog :

1 : contents in solid (g/l), acidity (meq/l) contents in ions (mg/l)

2, 3, 4, 5 : contents of elements in oxides (mg/l).

Echantil.	Solide	Na	K	Ca	Mg	Fe	Al	Si	CO	pH	Acidité
<i>Filtrat</i>	953 954	38 665	46 77	2,74 2,74	1,41 2,5	5,55 5,77	0,37 0,15	2,68 0,13	0 0	7,60 7,30	6,74 0,13
				K ₂ O	CaO	MgO	Fe ₂ O ₃	Al ₂ O ₃	SiO ₂	CO	MO+Na ₂ O+H ₂ O
<i>NO₃C O₃ 2</i>	953 954			0,3 0,3	0,08 0,23	0,05 0,23	5,76 1,4	5,58 13,64	5,0 9,8	28,28 32,28	
<i>NH₄PO₄ 3</i>	953 954			1,06 1,23	0,3 0,13	4,4 0,59	5,72 2,58	7,39 8,71	5,0 0,0	42,20 67,7	
<i>PO₄NaPO₄ 4</i>	953 954			3,45 34,77	2,48 3,36	0,85 3,34	0,66 8,05	19,60 59,45	855,50 3,094,00		470,00 1,449,00
<i>Totaux</i>	953 954			7,12 40,66	2,53 24,15	2,73 8,36	5,16 5,60	36,11 79,91	855,50 3,095,00		679,00 3637,00

TABLEAU XIV. — Teneurs en éléments (en mmole/l) des eaux de la nappe de la tourbière.

1 : dans les filtrats et somme des cations basiques

2 : dans les échantillons complets.

Contents in elements (in mmole/l) of the variable in the bog.

1 : in the filtrates and sum of the basic cations

2 : in the complete samples.

	Echant.	Na	K	Ca	Mg	Fe	Al	Si	Σ cat. bas	Σ
<i>Filtrat</i>	953 954	0,500 0,340	0,070 0,330	29 0,180	0,190 0,120	0,006 0,08	0,170 0,06	0,001 0,040	0,950 0,970	
<i>Echant. complet</i>	953 954		0,076 0,442	0,331 0,43	0,8 0,219	0,176 0,18	0,357 0,233	14,260 5,430		15,268 53,083

SUIVI A LONG TERME (1978-1988) DE QUELQUES SITES LITTORAUX BRETONS APRÈS POLLUTION PÉTROLIÈRE (AMOCO CADIZ)*

Jean-Pierre RAFFIN (1), Hélène FRANCILLON-VEILLOT (2), Jean-Claude GODINEAU (3),
François Jean MEUNIER (2), Roland PLATEL (2) et Jacques RIBIER (3).

(1) Laboratoire d'Écologie générale et appliquée, Université Paris 7, 2 place Jussieu, F 75251 Paris cedex 05.

(2) Laboratoire d'Anatomie comparée, Université Paris 7, 2 place Jussieu, F 75251 Paris cedex 05

(3) Groupe de Géomicrobiologie fondamentale et appliquée, Université Paris 7, 2 place Jussieu, F 75251 Paris cedex 05.

SUMMARY

(scientific paper)

LONG SURVEY (1978-1988) OF SOME BRITON SHORES AFTER OIL SPILL (AMOCO CADIZ).

A ten years study on various components of intertidal flora (Asciophyllum nodosum, Fucus, Pelvetia canaliculata, Corallinacea, Halimione portulacoides, Salicornia sp.) and fauna (Gibbula, Monodonta lineata, Nuccella lapillus, Mytilus edulis, Patella vulgata, Tellina tenuis, Balanus, Chtamalus, Anemonia sulcata, Actinia equina) affected by Amoco Cadiz oil spill gives contradictory results. Some species whose decline could be related to oil spill recovered fast. Others seem not to be affected or are not present evenly. Without a long time survey before the oil spill, interpretation of observations becomes difficult and poses the problem of the relevance of this type of research.

KEY WORDS : Long term monitoring. Intertidal littoral community. Oil spill. Recolonization.

RÉSUMÉ

(travail original)

Une étude sur dix ans d'éléments de la flore et de la faune intertidales touchées par la pollution pétrolière de l'Amoco Cadiz donne des résultats contrastés. Certaines espèces dont la régression pouvait être imputée à la pollution ont rapidement reconstruit des populations conséquentes. D'autres ne semblent pas avoir été affectées ou sont irrégulièrement présentes. En l'absence d'un suivi à long terme antérieur à l'accident, l'interprétation des observations reste difficile et pose le problème de la pertinence de ce type d'investigation.

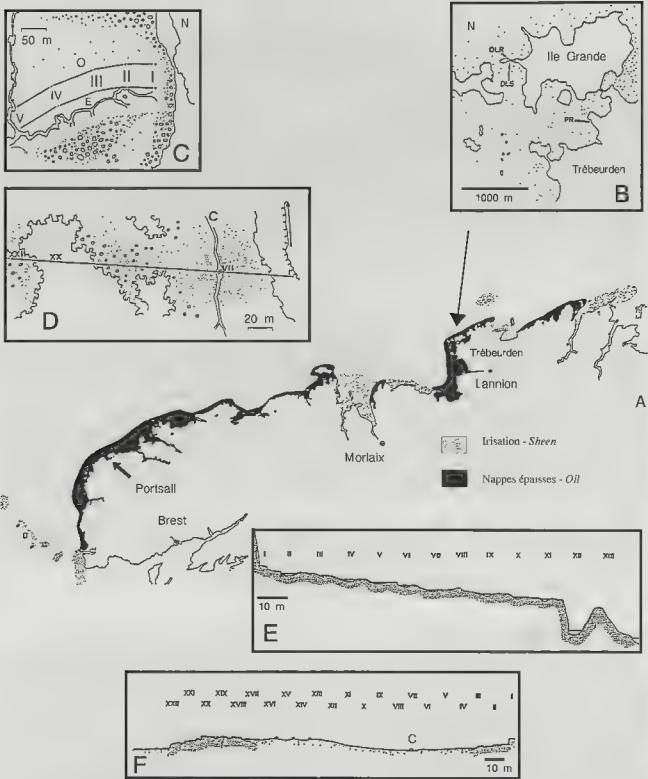
MOTS CLÉS : Suivi à long terme. Biocénoses intertidales. Pollution pétrolière. Recolonisation.

INTRODUCTION

Après le naufrage de l'Amoco Cadiz en face de Portsall, en mars 1978, une équipe de biologistes de différents laboratoires de l'Université Paris 7 s'est constituée en vue d'apporter une contribution à l'analyse des effets d'une pollution pétrolière. Le choix des sites à prospecter a été dicté par l'opportunité suivante : inventorier des zones non étudiées par d'autres chercheurs des stations biologiques et universités de Bretagne : l'ampleur de la catastrophe (FIG. 1A) (volume de pétrole déversé, longueur du linéaire côtier touché) dépassait en effet les moyens d'investigation des équipes régionales. Plusieurs

sites dans les communes de Trébeurden et de l'Île Grande (Côtes d'Armor) ont été retenus. Ils concernent des faciès rocheux et sableux de la zone intertidale, en mode abrité ou battu, pollués ou non pollués. Certains d'entre eux ont été à nouveau touchés lors du naufrage du Tanio (mars 1980). Une première synthèse a déjà été publiée (RAFFIN *et al.*, 1981). Le présent travail résume le suivi de 10 ans sur certains des sites initialement étudiés. Il comporte une étude qualitative de l'évolution d'espèces macroscopiques de la flore et de la faune, facilement identifiables, susceptibles de former des populations importantes et se prêtant aisément à des analyses morphométriques.

* Manuscrit reçu le 5 juin 1990, version révisée acceptée pour publication le 15 avril 1991.



MATÉRIEL ET MÉTHODES

Au long de transects perpendiculaires à la côte (Fig. 1b), des observations sont effectuées, à l'aide de la technique classique des carrés échantillons, en mai et octobre de chaque année. La pollution pétrolière est appréciée visuellement selon les critères utilisés en 1978-1980 (RAFFIN *et al.* 1981).

FACIÈS ROCHEUX EN MODE BATTU ET POLLUÉ (DOURLIN ROCHEUX : DLR) (FIG. 1E).

Utilisation d'un cadre de 50 cm x 50 cm disposé sur une radiale allant du niveau des hautes mers de vive-eau (HMVE) jusqu'au niveau des basses mers de morte-eau (BMME) en 13 stations distantes d'environ 10 m (Fig. 2). Station I : supra littoral à la limite d'HMVE. Station XIII : BMME.

FIG. 1. A. — Pollution de surface par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. Extension maximum des nappes (ISTPM - Laboratoire de Roscoff - Juin 1978). *Amoco Cadiz oil coverage. Maximum extent (ISTPM - Roscoff Laboratory - June 1978).*

B. — Plan de situation des transects suivis. DLS : Dourlin sableux ; DLR : Dourlin rocheux ; PR : Pointe de Runigou. *Investigated areas DLS : Dourlin sableux ; DLR : Dourlin rocheux ; PR : Pointe de Runigou*

C. — Plan de situation de Dourlin sableux, DLS. O : radiale ouest ; E : radiale est. *The investigated area, Dourlin sableux, DLS. O : west transect ; E : east transect.*

D. — Plan de situation du transect de la Pointe de Runigou, PR. C : chenal. *The investigated area, Pointe du Runigou, PR. C : channel*

E. — Profil du transect Dourlin rocheux, DLR. *Profile of transect Dourlin rocheux, DLR*

F. — Profil du transect de la Pointe de Runigou, PR. C : chenal. *Profile of the transect Pointe de Runigou, PR. C : channel*

FACIÈS SABLEUX EN MODE ABRITÉ NON POLLUÉ DIRECTEMENT (DOURLIN SABLEUX : DLS) (FIG. 1C).

Utilisation d'un cadre de 100 cm x 100 cm sur deux radiales parallèles : O (Ouest) et E (Est), entre niveaux HMVE (Station I) et mi-marée (Station V). Prélèvement d'environ 4,5 dm³ de sédiments, sur 15 à 20 cm de profondeur, aux 4 coins du cadre disposé en 10 stations (2 fois 5), tamisage (tamis de 5 mm de maille), tri, mensuration des lamellibranches récoltés, ceux-ci ont été remis en place jusqu'en 1985 puis fixés au formol à 10 % et conservés.

FACIÈS SABLO-ROCHEUX EN MODE ABRITÉ ET POLLUÉ (POINTE DE RUNIGOU PR) (FIG. 1D ET 1F).

Selon la nature des faciès, utilisation sur une radiale de l'une ou l'autre des méthodes précédemment décrites en 22 stations (Station I : supra littoral ; station II : HMVE ; stations VII et bas de la station XXII : mi-marée).

RÉSULTATS

DOURLIN ROCHEUX (DLR) (FIG. 1E, TAB. I)

Le site a été fortement touché en 1978 et de manière plus légère en 1980 après le naufrage du Tanco (1980) (RAFFIN *et al.*, 1981).

Couverture végétale

Les cyanobactéries réinstallées en 1979 et 1980 dans les hauts niveaux (III à V) ne sont plus observées qu'occasionnellement. Par contre, une tentative d'installation de *Rivularia bullata* est constatée au printemps

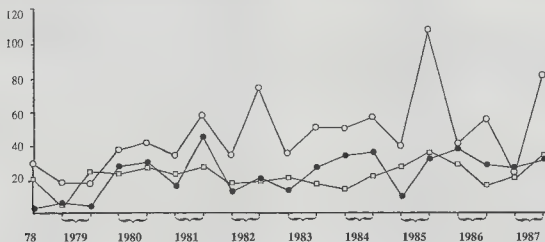


FIG. 2. — Histogramme des effectifs d'Anémones (□), *Nucella* (○) et de *Gibbules* (●) de 1978 à 1986 sur le transect de Dourlin rocheux. May — Octobre. *Changes in abundance of Sea-anemones (□), Nucella (○) and Top shells (●), from 1978 to 1987 in Dourlin rocheux. May — October.*

1985 (station I), aux automnes 1984 et 1987 (station IX) et 1984, 1985 et 1987 (station XIII).

- *Lichina pygmaea*, présent aux stations VIII et XI dès 1979, se maintient à un faible niveau en VIII et devient sporadique en XI depuis 1981. On note cependant une tentative d'installation en VI (1981 à 1983) et en IX (1985 à 1987).

- les entéromorphes sont en état d'équilibre depuis 1981 dans les stations II, VII, IX et X, moins nettement en XI et XII. Leur présence est irrégulière aux stations III à VI.

- De la station IX à la station XIII, *Fucus vesiculosus* est présent irrégulièrement et ne parvient pas à proliférer, même à la station XIII où il était bien implanté en 1980-1981 et où il régresse nettement dès 1982.

- Les corallinacées, présentes dès 1978, finissent de coloniser les stations VII, IX et XII. Elles se maintiennent en VI. A la station V, elles ne sont observées qu'aux relevés de printemps entre 1981 et 1985. Elles y sont installées durablement depuis 1986.

Espèces animales

- Après l'extinction de la moulière en 1978 aux stations V, VI et VII, des tentatives de réimplantation (entre 1982 et 1985) s'avèrent infructueuses. En revanche, après une disparition en 1980, elle se rétablit en station VIII dès 1981 et persiste. Enfin, à partir de 1981, on observe une régression en IX, un maintien en X, XI et XIII.

- Les balanes (*Chthamalus stellatus*, *Balanus balanoides*), toujours abondantes aux stations VIII à XI et XIII se maintiennent en VI et VII et sont présentes, de manière irrégulière en IV et V. Cependant, elles réussissent à gagner un niveau élevé à partir du printemps 1985 (station III).

- Certaines espèces étudiées, aux caractéristiques biologiques voisines, ont été rassemblées pour une analyse graphique de l'évolution annuelle de leurs populations (FIG. 2). Ont été ainsi regroupées, d'une part, les gibbules (*Monodonta lineata*, *Gibbula umbilicalis*, *G. pennanti* et *G. cineraria*), d'autre part, les anémones (*Anemonia sulcata* et *Actinia equina*). Sauf indication contraire, les résultats concernent l'ensemble du transect.

La restauration des populations de gibbules paraît effective dès 1980 (FIG. 2) ; on observe ensuite une augmentation du nombre des animaux avec un maximum en 1985. Les effectifs relevés au printemps sont en général nettement inférieurs à ceux de l'automne.

Les effectifs des anémones n'augmentent pas de façon sensible après 1979. Si les effectifs automnaux sont en général nettement supérieurs à ceux du printemps, c'est l'inverse qui se produit en 1983 et 1986.

- Les pourpres (*Nucella lapillus*) peu abondantes en 1978 et 1979 augmentent leurs effectifs à partir de 1980 et fluctuent ensuite tout au long du suivi.

- Les effectifs de patelle (*Patella vulgata*) figurent dans le tableau I. L'analyse de leur évolution est présentée par ailleurs (RAFFIN *et al.*, 1991).

DOURLIN SABLEUX (DLS) (FIG. 1C)

Le transect intéresse une anse abritée, orientée plein sud. Le haut de la plage est constitué d'un champ de blocs de granite pollué après les naufrages de l'Amoco Cadiz et du Tanio (RAFFIN *et al.*, 1981).

On ne trouve plus de traces visibles d'hydrocarbures depuis 1984 (nodules, irisations dans l'eau de rinçage des sédiments tamisés).

La macrofaune s'enrichit de nouvelles espèces. Parmi les annélides qui étaient notamment représentées les trois premières années par des Néréidés, des Arénicolidés et des Nephthiidés, il faut signaler des Eunicidés (*Marphysa sp.*) et des Glycéridés dès 1981, des Cirratulidés (*Audouinia tentaculata*) à partir de 1986. Parmi les autres taxons vivant dans le sable les Upogébiés (*Upogebia deltaura*) et les Siponcles (*Phascolosoma sp.*) qui réapparaissent en 1980 sont retrouvés régulièrement par la suite ainsi que des Isopodes Sphaeromidés dès 1982. La faune des Lamellibranches reste stable dans sa diversité (*Cerastoderma edule*, *Dosinia exoleta*, *Tellina tenuis* et *Venerupis decussata*). Il faut signaler également *Carcinus maenas* et *Crangon crangon* à partir de septembre 1980.

Les variations des effectifs de *Tellina tenuis* (FIG. 3) font l'objet d'une étude détaillée dans l'article précité (RAFFIN *et al.*, 1991).

POINTE DE RUNIGOU (PR) (FIG. 1D, 1F, TAB. II)

Ce transect intéresse une succession de faciès rocheux et sableux traversée par un chenal. Alors que le site est abondamment recouvert de pétrole après le naufrage de l'Amoco Cadiz, aucune pollution n'a été observée après celui du Tanio (RAFFIN *et al.*, 1981).

Dix ans après le naufrage de l'Amoco Cadiz, certaines stations du transect contiennent encore des résidus pétroliers (irisations et odeurs en IV, V, VI et VIII ; nodules en V et VI). Sur la partie médiane du transect (XII et XVI) couverte de pétrole en 1978, on n'observe que quelques croûtes minces de grains de sable cimentés.

Première partie du transect : Stations I à X

Les entéromorphes sont présentes au printemps et se trouvent, sans doute, dans une situation d'équilibre en stations III et VII, avec établissement de variations saisonnières régulières. En station IV, elles sont remplacées depuis 1985 par des banquettes à *Vaucheria sp.*, déjà installées en station X depuis l'automne 1982.

Les stations les plus élevées (I, II, III, IV et VII) voient se rétablir, se maintenir et s'étendre progressive-

	Station I							Station II							Station III							Station IV						
	81	82	83	84	85	86	87	81	82	83	84	85	86	87	81	82	83	84	85	86	87	81	82	83	84	85	86	87
Rivularia					*																							
Cyano autres																												
Vermicaria + Lichens				*	*	*	*																					
Fucus laves																												
Enteromorpha sp																												
Lithothamnium sp																												
Corallina sp																												
Chtham + Balanus																												
Mytilus																												
Pate-la																												
Gibbula																												
Anemonia																												
Actinia																												

	Station V							Station VI							Station VII							Station VIII						
	81	82	83	84	85	86	87	81	82	83	84	85	86	87	81	82	83	84	85	86	87	81	82	83	84	85	86	87
R. vulgata																												
Cyano autres				*			* *					*																
Vermicaria + Lichens																												
Fucus laves																												
Enteromorpha sp																												
Lithothamnium sp	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*														
Corallina sp																												
Chtham + Balanus	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*														
Mytilus																												
Pate la	5	4	14	11	7	7	17	9	8	7	14	13	19	13	7	4	9	6	7	4	5	3	7	4	5	2	2	
Gibbula	5	8	10	6	5	4	6	5	7	8	4	2	3	1	2	1	4	2	5	2	2	6	2	3	4	7	6	9
Anemonia																												
Actinia																												

	Station							Station X							Station XI							Station XII						
	81	82	83	84	85	86	87	81	82	83	84	85	86	87	81	82	83	84	85	86	87	81	82	83	84	85	86	87
Rivularia																												
Cyano azures	*				*	*																						
Verrucaria + Lichens																												
Fucus Bore																												
Enteromorpha sp	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Lithothamnium sp																												
Corallina sp	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Chtham + Balanus	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Mytilus																												
Pate-la	22	32	15	13	11	9	36	25	19	13	21	16	21	12	32	11	22	72	42	43	50	22	33	43	28	30	24	28
Gibbula	8	13	2	34	16	12	7	10	118	10	8	3	14	12	78	4	18	7	31	12	18	9	13	4	116	10	36	
Anemonia	6	2	1	2			8	5	16	4		11																
Actinia	5	6	8	8	4	4	4	8	5	7	4	1	4	3	3	2	1	2	3	1	4	3	5	2	3	5	3	1

	Station XIII						
	81	82	83	84	85	86	87
Rivularia							
Cyano autres							
Vermicaria + Lichens							
Fucus laves							
Enteromorpha sp							
Lithothamnium sp							
Corallina sp							
Chtham + Balanus							
Mytilus							
Pate-la	46	21	20		41	50	38
Gibbula							
Anemonia							
Actinia	2						

TABLEAU I. — Dourlin rocheux, DLR. Évolution du site (depuis 1981) : recouvrement ou nombre d'individus. Dourlin rocheux, DLR. Substrate cover (percentages) or individual numbers since 1981

Recouvrement



TABLEAU II. — Pointe de Rumgon, P.R. Évolution du site (depuis 1981) : recouvrement ou nombre d'individus.

Pointe de Rumgon, P.R. Substrate cover (percentages) or individual numbers since 1981.

	Station I							Station II							Station III							Station IV							
	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	
Ramais no sp			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*															
Xanthoria ostr			*	*	*	*	*																						
Pe. veta can.			*	*	*	*	*										*		*	*	*	*							
Fucus vesic																													
Fucus ceram. + sp r																	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
Asciophyllum nod. mod.																													
Enteromorpha sp																	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
Vaucheria sp.																													
Halimione port																													
Salicornia sp.																													
Littorina sp																													
Chthamalus, Balanus																													

	Station VII							Station X							Station XII & XVI							Station XV II						
	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7
Ramalina sp.																												
Xanthoria par.																												
Pelvetia can.																												
Fucus vesic.		*	*	*	*	*	*							*						*	*							
Fucus ceram. + spir.	*	*	*	*	*	*	*							*	*													
Asciophyllum nod.																												
Enteromorpha sp.	*	*	*	*	*	*	*						*	*						*	*	*	*				*	*
Vaucheria sp.																												
Halimione port.																												
Salicornia sp.																												
Littorina sp.																												
Chthamalus, Balanus																												

	Station XVIII							Station XIX							Station XX							Station XXI						
	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7
Rastonia sp.																												
Xanthoria par.					*																							
Pelvetia can.			*	*	*	*	*																					
Fucus vesic.			*	*	*	*	*																					
Fucus ceram. + spir.																												
Asciophyllum nod.																												
Enteromorpha sp.			*																									
Vaucheria sp.																												
Halimione port.																												
Salicornia sp.																												
Littorina sp.																												
Chthamalus, Balanus																												

	Station XXII						
	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7
Ramalina sp.							
Xanthoria par.							
Pelvetia can.							
Fucus vesic.	*						
Fucus ceram. + spir.							
Asciophyllum nod.							
Enteromorpha sp.							
Vaucheria sp.							
Halimione port.							
Salicornia sp.							
Littorina sp.							
Chthamalus, Balanus							

Recouvrement



Présence



≤ 5 %



5 à 25 %



25 à 50 %



50 à 75 %



+ 75 %

ment des espèces communes qui étaient disparues :

- *Fucus ceranoides*, *Fucus spiralis* (station III) et *Fucus vesiculosus* (station VII) dès le printemps 1982,

- *Ramalina siliquosa* et *Xanthoria parietina* en station I à l'automne 1982,

- *Pelvetia canaliculata* en station III au printemps 1985.

Les balanes sont implantées durablement en station VII (rocher dans le chenal) à partir de l'automne 1983. A la même date, une tentative d'implantation, sans suite, a lieu en station III. Elles n'ont donc toujours pas recolonisé les hauts niveaux.

Deuxième partie du transect : Stations XII à XVI

- Les halophytes déjà bien installées depuis 1979, se maintiennent au même niveau. Cependant, le *Bostrychia scorpioides* apparaît dans les touffes de *Halimione portulacoides* au printemps 1983. De plus, dès le printemps 1981, de très nombreuses littorines sont présentes dans les parties rocheuses, au voisinage des quadrats.

Troisième partie du transect : Stations XVII à XXII

La colonisation algale se renforce dans les stations XIX et XX et gagne la station XVIII, où *Pelvetia canaliculata* s'installe à partir de l'automne 1982. *Fucus vesiculosus*, en mélange avec *Ascophyllum nodosum*, se met en place en station XX. *Fucus spiralis* a été observé en dehors des limites du quadrat en 1983-1984 (niveau station XX). La brusque disparition des peuplements de *Pelvetia canaliculata* (stations XVIII, XIX), de *Fucus vesiculosus* (stations XIX, XX) et de *Ascophyllum nodosum* (station XX), à partir du printemps 1986 pourrait être attribuée à l'exceptionnelle rigueur (intensité et durée du gel) de l'hiver 1986 sur cette côte. Ces stations sont, en effet, également exposées (topographie) aux vents froids, alors que les stations I à VII sont relativement protégées. Par contre ces différentes espèces s'installent pendant cette période en stations XXI et XXII situées plus bas.

Les entéromorphes, abondantes en 1979-1980 au printemps, des stations XXI à XXII, ne sont plus observées depuis 1983.

Pour ce qui concerne la faune, les balanes s'installent sur les rochers des stations XVIII à XX à partir de 1982. Les littorines sont maintenant bien implantées dans l'ensemble des stations rocheuses. Les Amphipodes gammariens sont très abondants sous les algues depuis 1981.

DISCUSSION - CONCLUSION

Comme nous l'avions signalé à l'issue de la première phase de ce suivi à (RAFFIN *et al.*, 1981), et comme le constate VANDERMEULEN (1982), les études généralistes d'une évolution à long terme d'écosystèmes intertidaux touchés par des pollutions accidentelles importantes sont

rares. En revanche celles qui traitent du court terme (2-3 ans), qu'il s'agisse d'analyses globales ou d'études approfondies, sont nombreuses. Elles portent soit sur des espèces particulières soit sur des caractéristiques physiologiques ou biochimiques (comportement cellulaire face à telle fraction d'hydrocarbure, activités enzymatiques, biochimie de la dégradation du pétrole...). Ces dernières peuvent rendre compte des mécanismes d'action du polluant, et sont en ce sens précieuses, mais comme le fait remarquer SOUTHWARD (1982) elles ne permettent pas d'apprécier comment évoluent les écosystèmes touchés. C'est pourquoi nous cherchons plutôt à comparer nos observations à celles qui résultent de la première catégorie de recherche en zone intertidale (GILFILLAN & VANDERMEULEN, 1978 ; KEIZER *et al.*, 1988 ; NOTINI, 1978 ; SOUTHWARD & SOUTHWARD, 1978 ; THOMAS, 1978 ; SANDERS *et al.*, 1980) et aux synthèses sur les effets à long terme dues à MANN & CLARKE (1978), SOUTHWARD (1982) et VANDERMEULEN (1982).

COUVERTURE VÉGÉTALE

Les observations faites entre 1978 et 1980 (RAFFIN *et al.*, 1981) avaient montré une régression la première année, suivie d'une explosion d'entéromorphes et, dans certains cas, de *Porphyras umbilicatus* en 1979.

Les travaux menés depuis ont permis de constater une recolonisation rapide en faciès rocheux, l'état « d'équilibre » étant sans doute atteint vers 1981-1982, les modifications ultérieures paraissant liées aux variations saisonnières. Il en est de même en station abritée sur faciès vaseux, l'état « d'équilibre » étant atteint un peu plus tard (1982-1983), sauf aux très hauts niveaux, alors que les sédiments relarguaient toujours d'assez importantes quantités d'hydrocarbures.

La littérature porte surtout sur des pollutions chroniques, rarement sur les effets à long terme d'une pollution massive. Dans le premier cas, les résultats sont souvent contradictoires. Ainsi DICKS & HARTLEY (1982) étudiant les effets d'une pollution chronique due aux effluents d'une raffinerie, observent une diminution du développement des faunes dans certains endroits alors que les mêmes espèces croissent convenablement ailleurs.

Pour ce qui concerne l'Amoco Cadiz, les résultats publiés ont trait à des observations menées sur 3 ou 4 ans : TOPINKA & TUCKER (1981), FLOCH & DIJOURS (1981). Sur cette durée, les résultats sont également contrastés. On observe des variations qui semblent liées à d'autres facteurs (exposition, présence d'éléments nutritifs, action des herbivores). L'impression dominante est que les fucales présentent une assez bonne résistance à une pollution marine, surtout dans les niveaux de mi-marée, les algues de bas niveau et de haut niveau subissant, lors des états de basse et haute mer, un contact plus long avec le pétrole.

La régénération semble avoir lieu assez rapidement, même en milieu vaseux. L'étude de DICKS & HARTLEY (1982) montre d'ailleurs une recolonisation rapide par les halophytes (*Salicornia*) dans un marais, après cessation d'une pollution par les effluents d'une raffinerie.

Finalement, la pollution a pour effet de privilégier pendant un certain temps (5 mois, 1 an) certaines espèces et ceci pour des raisons diverses : résistance, non prédation par les herbivores (SOUTHWARD, 1982).

Nos observations à long terme nous ont permis de suivre des variations naturelles, après une régénération qui n'a pas pris plus de 4 ans dans les régions les plus polluées, sauf aux hauts niveaux.

Les conclusions, plus pessimistes, de SOUTHWARD & SOUTHWARD (1978) qui estiment que les régénérations exigeront au moins 10 années, sont sans doute dues au fait que ces auteurs ont étudié les effets conjugués d'une pollution et d'un nettoyage massifs aux détergents.

ESPÈCES ANIMALES

Les balanes

La première phase de ce suivi avait montré une régression puis une restauration rapide des balanes qui se poursuit tant en mode battu qu'en mode abrité. Ces observations correspondent à celles effectuées dans des conditions analogues par SOUTHWARD & SOUTHWARD (1978) sur *Balanus balanoides* et *Chthamalus stellatus*, CLARK *et al.* (1978) sur *Balanus* sp., *Chthamalus dalli* et *Balanus cariosus*, DICKS & HARTLEY (1982) sur *Semibalanus balanoides*, *Elminius modestus* et *Chthamalus stellatus*.

L'effet dépressif serait dû à une grande sensibilité des larves dont la fixation serait inhibée par la présence de pétrole dans l'eau (DICKS, 1976). En revanche THOMAS (1978) n'observe pas de phénomène semblable chez *Balanus balanoides* ainsi que BONSDFORF (1981) chez *Balanus improvisus*. Mais après pollutions expérimentales CROTHERS (1983) et BONSDFORF (1984) notent une sensibilité moyenne au pétrole de *Chthamalus montagui*, *C. stellatus* et *Balanus balanoides*. Par ailleurs un suivi de près de vingt ans mené par CRAPP (1970) puis DICKS & HARTLEY (1982) sur des sites pollués de manière chronique par les effluents d'installation pétrolière (terminaux pétroliers, raffineries) montre d'importantes fluctuations des balanes. Les populations de *Semibalanus balanoides* et d'*Elminius modestus* augmentent pendant 10 ans alors que celle de *Chthamalus stellatus* régresse. Ensuite *Semibalanus balanoides* se raréfie alors que *Elminius modestus* et *Chthamalus stellatus* continuent leur expansion.

Au vu de ces résultats, a priori discordants, on peut se demander si l'impact des pollutions pétrolières sur les balanes n'est pas autant dû au pétrole qu'aux produits de nettoyage utilisés. On constate en effet, si l'on prend le

cas de *Balanus balanoides* et de *Chthamalus*, que les accidents pétroliers doublés de nettoyages entraînent une régression puis une restauration (SOUTHWARD & SOUTHWARD, 1978 ; RAFFIN *et al.*, 1981 ; DICKS & HARTLEY, 1982), alors que les pollutions sans nettoyage donnent des résultats moins contrastés (THOMAS, 1978 ; CROTHERS, 1983 ; BONSDFORF, 1984).

Les moules

Les fluctuations (déclin puis restauration plus ou moins rapide) ou les altérations (baisse de la gamétogénèse) des populations de moules sont attribuées par la plupart des auteurs la pollution pétrolière, avec ou sans usage de détergents (BLACKMAN *et al.*, 1973 ; CLARK *et al.*, 1978 ; NOTINI, 1978 ; SOUTHWARD & SOUTHWARD, 1978 ; BONSDFORF, 1981 ; BAYNE *et al.*, 1982 ; VANDERMEULEN, 1982).

Cependant CROTHERS (1983) et BONSDFORF (1984) n'observent pas de tels effets à l'occasion d'un suivi respectivement d'un et de deux ans après pollution expérimentale. THOMAS (1978) note une biomasse de *Mytilus edulis* plus élevée dans des zones polluées que dans des zones témoins. LEWIS (1982) pour sa part estime, à partir d'une synthèse de suivis de populations réalisés sur 15 ans en différents sites apparemment non pollués, que les variations numériques de cette espèce ne peuvent servir à évaluer l'impact d'une pollution. Les fluctuations naturelles sont d'une telle amplitude et d'une telle imprévisibilité qu'il n'est pas possible d'apprécier l'intervention d'un facteur externe.

Nos constatations rejoignent cette conclusion ; en effet dès le début de ce suivi nous avions tenté une analyse quantitative de différentes moulières (mesure du grand axe de spécimens récoltés sur des surfaces échantillon de 25 cm²). Les premiers résultats obtenus semblant parfaitement aléatoires, nous avons cessé cette investigation.

Les tellines

Le cas de *Tellina tenuis* est plus amplement discuté (RAFFIN *et al.*, 1991). Peu d'études sur sa sensibilité aux pollutions pétrolières lui ont été consacrées. CHASSE & GUENOLE-BOUDER (1981) signalent une mortalité importante de *Tellina tenuis* sur certains sites touchés par les pollutions de l'Amoco Cadiz, où avait été observé antérieurement un accroissement de la population. Cette mortalité affecte de même manière *Tellina fabula*, espèce qui régressait avant la pollution de 1978. Un an après, la restauration voire l'augmentation de *Tellina tenuis* est importante alors que *Tellina fabula* diminue encore. CONAN (1982) qui fait allusion aux populations de *Tellina fabula* et *Tellina tenuis* des sites précédents, estime que la pollution n'a pas eu d'effet apparent sur la croissance de la seconde espèce. Il cite CHASSE (communication personnelle) invoquant une mortalité différée des organismes des faciès sableux 1,4 fois plus élevée

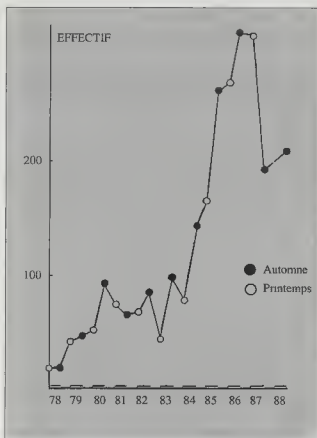


FIG. 3. — Évolution des effectifs de *Tellina tenuis* sur le transect de Dourlin sableux, de 1978 à 1988. — Mai à Octobre.

Changes in abundance of Tellina tenuis on the Dourlin Sableux transect, from 1978 to 1988. — May to October

que la mortalité immédiate. CONAN (1982) estime que 3 ans après la pollution le recrutement de *Tellina fabula* et *Tellina tenuis* reste instable. Cette pollution pourrait avoir affecté tant les adultes que les larves.

Pour l'espèce nord-américaine *Tellina agilis*, SANDERS *et al.* (1980) indiquent une mortalité massive après pollution puis une recolonisation après un an.

Les patelles

Si l'on s'en tient à la seule variable que sont les effectifs on est conduit aux conclusions suivantes :

- Six mois après la pollution le nombre d'individus présents sur le transect est encore très important, ce qui marque un désaccord avec CHASSE (1978a) et DICKS & HARTLEY (1982) qui font état dans des conditions comparables d'une mortalité massive.

- En revanche les effectifs baissent considérablement 2 à 3 ans après la date de la pollution ce qui est en accord avec les observations de CLARK & PATTEN (1978).

On sait (CHOQUET, 1968 et 1969 ; SOUPLET, 1976) que les larves de patelles mènent une vie pélagique et qu'elles se fixent au printemps. Le printemps 1978 semble bien avoir été désastreux à cet égard : on en apprécie l'incidence sur les effectifs de 1981. Cette perturbation affecte principalement les individus de petite taille (RAFFIN *et al.*, 1991).

- Les augmentations d'effectifs du printemps 1984 et de l'automne 1985 sont plus difficiles à interpréter. On peut y voir le reflet de conditions climatiques exceptionnellement favorables (BOWMAN & LEWIS, 1977) ou bien un mécanisme d'amortissement faisant suite à la baisse de l'automne 1981, conduisant, par des oscillations, à des valeurs plus proches de la moyenne. Il est également possible de les attribuer aux modifications habituelles des facteurs physiques et biologiques comme les autres fluctuations de moindre importance (BOWMAN & LEWIS, 1977 ; BRANCH, 1981 ; PARRY, 1982 ; HAWKINS & HARTNOLL, 1983).

A partir de 1982 et jusqu'à la date de nos dernières observations (automne 1987), si l'on s'en tient aux seuls effectifs, la population en patelles du transect semble être celle qu'on aurait pu observer avant la pollution pétrolière de 1978. L'analyse plus approfondie de cette population, en particulier au niveau de la composition en classes de tailles que nous donnons par ailleurs (RAFFIN *et al.*, 1991) va également dans ce sens en faisant apparaître des fluctuations que les travaux précités s'accordent à considérer comme naturelles.

Les gibbules

Les données de la littérature (SOUTHWARD & SOUTHWARD, 1978 ; CHASSE, 1978a, 1978b) font état d'une mortalité forte après pollution pétrolière, puis d'une restauration rapide 2 à 3 ans après. BONSDORF (1984) estime que les gibbules sont peu sensibles à une pollution expérimentale « légère ». LEWIS (1982) se demande si cette diminution ne correspondrait pas à un phénomène plus vaste de fluctuation naturelle.

Les pourpres

Les auteurs ayant suivi l'évolution de *Nucella lapillus* après pollution pétrolière (SOUTHWARD & SOUTHWARD, 1978 ; THOMAS, 1978 ; CHASSE, 1981) constatent qu'après une pollution importante les populations s'effondrent puis se reconstituent rapidement. SOUTHWARD & SOUTHWARD (1978) signalent un fort déclin après la restauration attribué à la diminution de proies (balanes).

Les pollutions légères (SOUTHWARD & SOUTHWARD, 1978 ; BONSDORF, 1984) n'affecteraient pas cette espèce.

Ne connaissant pas les modalités du cycle des pourpres des sites étudiés, nous ignorons si la remontée des effectifs après 1978-1979 correspond à une restauration ou à une fluctuation naturelle.

Les anémones

La littérature est très pauvre en informations sur ce groupe. SOUTHWARD & SOUTHWARD (1978) indiquent une mortalité importante. CLARK & PATTEN (1978) constatent un déclin marqué chez *Anthopleura elegantissima*. Même si des fluctuations au sein de certaines stations peuvent être observées, l'effectif total du transect étudié reste stable tout au long du suivi.

Après avoir suivi pendant 10 ans l'évolution de sites littoraux, comparé nos observations à celles présentées par d'autres auteurs dans des conditions analogues, nous devons nous interroger sur la pertinence d'un tel travail pour apprécier les effets d'une pollution pétrolière sur un écosystème complexe.

La méconnaissance des effets de certains paramètres naturels, notamment climatologiques ou artificiels (composition des produits de nettoyage utilisés, modalités de leur application, apports organiques ou autres) ajoute aux difficultés d'interpréter la dynamique des populations analysées. Après avoir étudié pendant deux ans et demi l'évolution de certains éléments d'écosystèmes intertidaux en faciès rocheux non pollués) notamment *Fucus spiralis*, *F. serratus*, *F. vesiculosus*, *Chthamalus stellatus*, *Balanus balanoides*, *Actinia equina*, *Nucella lapillus* et *Patella vulgata*, HAWKINS & HARTNOLL (1983) estiment que les fluctuations naturelles sont telles qu'il est impossible de mesurer les effets d'une pollution, sauf si elle est massive et anéantit la flore et la faune. Cette conclusion semble tout à fait justifiée en cas de suivi de courte durée. Mais ne peut-il en être autrement si l'on peut intégrer le long terme ? SOUTHWARD (1967), SOUTHWARD *et al.* (1975), JONES *et al.*, (1979) reconnaissent des cycles naturels de 10 ou 20 ans. En milieu pélagique, GRAY & CHRISTIE (1983) citent des cycles de 50 ans ou plus. En tenir compte ne permettrait-il pas d'atténuer l'effet d'amplification sur les variations observées lors d'études de courte durée ?

Les travaux de CHASSE (1978 a et b, 1981), GLEMAREC *et al.* (1982), GLEMAREC (1985), DAUVIN & IBANEZ (1986), DAUVIN (1987) et IBANEZ & DAUVIN (1988) sur les écosystèmes littoraux ou sur des faunes spécialisées montrent bien l'intérêt d'analyse sur une longue période. De plus, ils insistent sur l'importance de connaître l'état des sites avant pollution. Ces études révèlent la diversité des effets d'une pollution pétrolière. Dans certains cas la restauration s'effectue en phases successives et peut être expliquée par des relations entre les différents éléments des communautés. Dans d'autres cas, l'évolution régressive d'une espèce reste difficile à interpréter.

Après dix ans de suivi, il nous apparaît que les effets de cette pollution pétrolière - sur la zone intertidale - n'ont pas été aussi graves que nous le craignons de

prime abord. La contribution du balancement des marées au nettoyage de cette zone et la prolongation des observations très au-delà de la phase catastrophique sont sans doute à l'origine de cette vision optimiste. Nous sommes conscients que la méthode simple utilisée ne traduit qu'imparfaitement la complexité des écosystèmes étudiés. Elle se situe à mi-chemin entre les études quasi exhaustives et les analyses de communautés spécialisées. Pour BLANDIN (1986) ces deux types d'approches présentent un intérêt incontestable mais impliquent de « lourds travaux de terrain et de laboratoire que seules peuvent réaliser des équipes importantes comprenant des spécialistes de nombreux groupes faunistiques » et nous ajouterons floristiques. Le développement de telles équipes ne s'inscrit pas dans le contexte actuel de la recherche en France. Au-delà de cet aspect conjoncturel se pose évidemment la question de l'utilisation d'« indices simples faisant appel soit à un nombre très limité d'espèces, soit à des taxons supra-spécifiques » (BLANDIN, 1986). GRAY & PEARSON (1982), GRAY & CHRISTIE (1983) ont cherché à sélectionner des espèces sensibles au sein de communautés benthiques sublittorales susceptibles, à leurs yeux, d'être des marqueurs de changements liés aux pollutions ; l'approche de ces auteurs est contestée par SHAW *et al.* (1983).

La combinaison de suivis simples et d'une longue pratique naturaliste des faciès étudiés n'est certes pas substitutive des analyses plus approfondies que quelques rares équipes peuvent mener à bien. Elle les complète et permet d'objectiver plus finement ses impressions générales.

La zone intertidale est une zone très mal tamponnée : elle subit le balancement des marées, est soumise brutalement aux variations climatiques, reçoit directement des apports venant aussi bien du large que des terres côtières. Les fluctuations des populations naturelles y sont, de fait, complexes et leur analyse est difficile. La connaissance du site avant pollution ne peut donc être un instantané relevé à un moment quelconque : la connaissance de cet état initial englobe celle des variations naturelles (cycles divers, de durées variables). Elle implique que des équipes pluridisciplinaires réalisent des relevés réguliers et établissent les divers indices mesurant les variations naturelles des populations.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement M. le Professeur J.-P. PINOT de l'Université de Brest ainsi que Mme PINOT pour l'aide qu'ils nous ont amablement prodiguée à Trébeurden.

BIBLIOGRAPHIE

- BAYNE, B.L., WIDDOWS, J., MOORE, M.N., SALKED, P., WORRALL, C.M. & DONKIN, P. 1982. — Some ecological consequences of the physiological and biochemical effects of petroleum compounds on marine molluscs. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 297 : 219-239.
- BLACKMAN, R.A.A., BAKER, J.M., HOLLY, J. & REYNARD, S. 1973. — The *Dona Marika* oil spill. *Mar. Pollut. Bull.*, 4 : 181-183.
- BLANDIN, P. 1986. — Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bull. Ecol.*, 4 : 215-307.
- BONSDORFF, E. 1981. — The Antonio Gramsci oil spill. Impact on the littoral and benthic ecosystem. *Mar. Pollut. Bull.*, 12 : 301-305.
- BONSDORFF, E. 1984. — Effects of experimental oil spills in intertidal rock pool. *Ecological Bull.*, 36 : 159-164.
- BOWMAN, R.S. & LEWIS, J.R. 1977. — Annual fluctuations in the recruitment of *Patella vulgata* L. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 57 : 793-815.
- BRANCH, G.N. 1981. — The biology of limpets : physical factors, energy flow and ecological interactions. *Oceanogr. Mar. Biol.*, 19 : 235-379.
- CHASSE, C. 1978a. — Esquisse d'un bilan écologique provisoire de l'impact de la marée noire de l'Amoco Cadiz sur le littoral. *Pub. CNEXO*, 6 : 115-134.
- CHASSE, C. 1978b. — The ecological impact on and near shores by the Amoco Cadiz oil spill. *Mar. Pollut. Bull.*, 9 : 298-301.
- CHASSE, C. 1981. — Les dimensions spatiales et temporelles de la perturbation de l'écosystème littoral par le pétrole de l'Amoco Cadiz. Leçons et propositions. In CNEXO (ed) *Amoco Cadiz, Conséquences d'une pollution accidentelle par les hydrocarbures*. Brest : 359-380.
- CHASSE, C. & GUENOLE-BOUDER, A. 1981. — Comparaison quantitative des populations benthiques des plages de St. Etienne et St Michel-en-grève avant et depuis le naufrage de l'Amoco Cadiz. In CNEXO (ed) *Amoco Cadiz, Conséquences d'une pollution accidentelle par les hydrocarbures*. Brest : 347-357.
- CHOQUET, M. 1968. — Croissance et longévité de *Patella vulgata* L. (Gastéropode, Prosobranchie) dans le Boulonnais. *Cah Biol. Mar.*, 9 : 449-468.
- CHOQUET, M. 1969. — Contribution à l'étude du cycle biologique et de l'inversion du sexe chez *Patella vulgata* (Mollusque, Gastéropode, Prosobranchie). Th. Doc. Etat Fac. Sci. Lille, 234 p.
- CLARK, R.C., PATTEN, B.G. & DENIKE, E.E. 1978. — Observations of a cold-water intertidal community after 5 years of a low-level, persistent oil spill from the General M.C. Meigs. *J. Fish. Res. board Can.*, 35 : 754-765.
- CONAN, G. 1982. — The long-term effects of the Amoco Cadiz oil spill. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 297 : 139-149.
- CRAPP, G.B. 1970. — *The biological effects of marine oil pollution and shore cleaning*. Ph. D. Thesis. University of Wales.
- CROTHERS, J.H. 1983. — Field experiments on the effects of crude oil and dispersant on the common animal and plants of rocky sea shores. *Mar. Environ. Res.*, 8 : 215-239.
- DAUVIN, J.-C. 1987. — Evolution à long terme (1978-1986) des populations d'Amphipodes des sables fins de la Pierre Noire (Baie de Morlaix, Manche occidentale) après le catastrophe de l'Amoco Cadiz. *Mar. Environ. Res.*, 21 : 247-273.
- DAUVIN, J.C. & IBANEZ, F. 1986. — Variations à long terme (1977-1985) du peuplement des sables fins de la Pierre Noire (Baie de Morlaix, Manche occidentale) : analyse statistique de l'évolution structurelle. *Hydrobiologia*, 142 : 171-186.
- DICKS, B. 1976. — The importance of behavioural patterns in toxicity testing and ecological prediction. In BAKER, J.M. (ed), *Marine ecology and oil pollution*. Applied Science Publishers, London : 303-320.
- DICKS, B. & HARTLEY, J.P. 1982. — The effects of repeated small oil spillages and chronic discharges. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 297 : 285-307.
- FLOCH, J.Y. & DJOURIS, M. 1981. — Impact du pétrole de l'Amoco Cadiz sur les algues de Porsal : suivi écologique dans une anse très polluée. In CNEXO (ed) *Amoco Cadiz, Conséquences d'une pollution accidentelle par les hydrocarbures*. Brest : 381-391.
- GILFILLAN, E.S. & VANDERMEULEN, J.H. 1978. — Alterations in growth and physiology of soft-shell clams, *Mya arenaria*, chronically oiled with Bunker C from Chedabucto Bay, Nova Scotia, 1970-76. *J. Fish. Res. board Can.*, 35 : 630-636.
- GLEMAREC, M. 1985. — Utilisation des indicateurs biologiques en milieu sédimentaire. Indicateurs de surcharge en matière organique. In Ministère de l'Environnement (ed) : *Colloque « Indicateurs biologiques »*. Paris, Novembre 1983 : 87-95.
- GLEMAREC, M., HUSSENOT E. & LE MOAL, E. 1982. — Utilization of biological indications in hypertrophic sedimentary areas to describe dynamic process after the Amoco Cadiz oil spill. In *International symposium on utilization of Coastal Ecosystems Rio Grande, Brazil* : 1-18.
- GRAY, J.S. & CHRISTIE, H. 1983. — Predicting long-term changes in marine benthic communities. *Mar. Ecol. (Progr. Ser.)*, 13 : 87-94.
- GRAY, J.S. & PEARSON, T.H. 1982. — Objective selection of sensitive species indicative of pollution-induced change in benthic communities. I - Comparative methodology. *Mar. Ecol. (Progr. Ser.)*, 9 : 111-119.
- HAWKINS, S.J. & HARTNOLL, R.G. 1983. — Changes in a rocky shore community : an evaluation of monitoring. *Mar. Environ. Res.*, 9 : 131-181.
- IBANEZ, F. & DAUVIN, J.C. 1988. — Long-term changes (1977 to 1987) in a muddy fine sand *Abra alba* - *Melina palmata* community from the western english channel : multivariate time-series analysis. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 49 : 65-81.
- JONES, W.E., FLETCHER, A., BENNELL, S.J., MAC CONNELL, B.J., RICHARDS, A.V.L. & MACK-SMITH, S. 1979. — Intertidal surveillance. In : NICHOLS, D. (ed), *Monitoring the marine environment*. Symp. Inst. Biol., 24 : 1-23.
- KEIZER, P.D., AHERN T.P., DALE, J. & VANDERMEULEN, J.H. 1978. — Residues of Bunker oil C in Chedabucto Bay, Nova Scotia, 6 years after the Arrow spill. *J. Fish. Res. board Can.*, 35 : 528-535.
- LEWIS, J.R. 1982. — The composition and functioning of benthic ecosystem in relation to the assessment of long-term effects of oil pollution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 297 : 257-267.
- MANN, K.H. & CLARK, R.B. 1978. — Long-term effects of oil spills on marine intertidal communities. *J. Fish. Res. board Can.*, 35 : 791-795.
- NOTINI, M. 1978. — Long-term effects of an oil spill on *Fucus* macrofauna in a small Baltic bay. *J. Fish. Res. board Can.*, 35 : 745-753.
- PARRY, G.D. 1982. — The evolution of the life histories of four species of intertidal limpets. *Ecol. monograph*, 52 : 65-91.
- RAFFIN, J.-P., GODINEAU, J.C., RIBIER, J., PLATEL, R., FRANÇILLON, H., MEUNIER, F. & BENESE, G. 1981. — Evolution sur trois années de quelques sites littoraux de Bretagne après pollution pétrolière (Amoco Cadiz, 1978). *Cah Biol. mar.*, 22 : 323-348.
- RAFFIN, J.-P., MEUNIER, F.J. & PLATEL, R. 1991. — Etude sur dix ans (1978-1988) de populations de Mollusques (*Patella vulgata* L. et *Tellina tenuis* da Costa), après pollution pétrolière (Amoco Cadiz). *Bull. Ecol.*, 22 : 375-388.
- SANDERS, H.L. 1978. — Florida oil spill impact on the Buzzards Bay benthic fauna : West Falmouth. *J. Fish. Res. board Can.*, 35 : 717-730.
- SANDERS, H.L., GRASSLE, J.F., HAMPSON, G.R., MORSE, L.S., GARNER-PRICE, S. & JONES, C.C. 1980. — Anatomy of an oil spill : long term effects from the grounding of the barge Florida off West Falmouth, Massachusetts. *J. mar. Res.*, 38 : 265-380.
- SHAW, K.M., LAMBSHEAD P.D. & PLATT, H.M. 1983. — Detection of pollution-induced disturbance in marine benthic assemblage with special reference to nematodes. *Mar. Ecol. (Progr. Ser.)*, 11 : 195-202.
- SOULET, A. 1976. — Etude de la croissance et de la longévité de quelques Gastéropodes du littoral de Normandie. *Halictos*, 7 : 88-92.

- SOUTHWARD, A.J. 1967. — Recent changes in abundance of intertidal barnacles in South west England : a possible effect of climatic deterioration. *J. mar. biol. Ass. UK*, 47 : 81-95.
- SOUTHWARD, A.J. 1982. — An ecologist's view of the implications of the observed physiological and biochemical effects of petroleum compounds on marine organisms and ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 297 : 241-255.
- SOUTHWARD, A.J., BUTLER, E.I. & PENNYCUICK, L. 1975. — Recent cyclic changes in climate and in abundance of marine life. *Nature, Lond.*, 253 : 714-717.
- SOUTHWARD, A.J. & SOUTHWARD, E.C. 1978. — Recolonization of rocky shores in Cornwall after use of toxic dispersants to clean up the Torrey Canyon spill. *J. Fish. Res. board Can.*, 35 : 682-706.
- THOMAS, M.L.H. 1978. — Comparison of oiled and unoiled intertidal communities in Chedabucto Bay, Nova Scotia. *J. Fish. Res. board Can.*, 35 : 707-716.
- TOPINKA, & TUCKER, L.R. 1981. — Long-term oil contamination of fucoid macroalgae following the Amoco Cadiz oil spill. In CNEXO (ed) *Amoco Cadiz. Conséquences d'une pollution par les hydrocarbures*. Brest : 393-403.
- VANDERMEULEN, J.H. 1982. — Some conclusions regarding long term biological effects of some major oil spills. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 297 : 335-351.

ÉTUDE SUR DIX ANS (1978-1988) DE POPULATIONS DE MOLLUSQUES (*Patella vulgata* L. ET *Tellina tenuis* Da Costa), APRÈS POLLUTION PÉTROLIÈRE (AMOCO CADIZ)*

par Jean-Pierre RAFFIN (1), Roland PLATEL (2), François Jean MEUNIER (2),
Hélène FRANCILLON-VIEILLOT (2), Jean-Claude GODINEAU (3) et Jacques RIBIER (3).

(1) Laboratoire d'Écologie générale et appliquée, Université Paris 7 - 2, place Jussieu, F 75251 Paris cedex 05.

(2) Laboratoire d'Anatomie comparée, Université Paris 7 - 2, place Jussieu, F 75251 Paris cedex 05.

(3) Groupe de Géomicrobiologie fondamentale et appliquée, Université Paris 7 - 2, place Jussieu, F 75251 Paris cedex 05

SUMMARY

(original scientific paper)

A TEN YEARS (1978-1988) STUDY ON MOLLUSCS (*PATELLA VULGATA*, L. AND *TELLINA TENUIS*, DA COSTA) POPULATIONS AFTER AMOCO CADIZ OIL SPILL.

After the oil pollution caused by the Amoco Cadiz in 1978 a particular attention has been given to the evolution of ten years populations (number and individual size analysis) of a rocky shore gastropode (*Patella vulgata*) and a sandy bivalve (*Tellina tenuis*). The population of the gastropode is relatively constant while that of bivalve shows a fluctuation accompanied with a great size variability. These results do not allow us to conclude whether this variation is a consequence of natural variations or possible result of the oil spill.

KEY WORDS : Long term monitoring ; *Patella vulgata*. *Tellina tenuis*. Oil spill.

RÉSUMÉ

(travail original)

Après pollution pétrolière (Amoco Cadiz, 1978) une attention particulière a été portée à l'évolution sur dix ans des populations (analyse des effectifs et de la taille des individus) d'un gastéropode de faciès rocheux (*Patella vulgata*) et d'un lamellibranche de faciès meuble (*Tellina tenuis*). On observe pour *Patella vulgata* une relative constance de la population sur la période étudiée, pour *Tellina tenuis* une fluctuation importante et une grande variabilité de la taille. Ces résultats ne permettent pas de faire la part de ce qui résulte des variations naturelles et des effets possibles de cette pollution sur ces deux espèces.

MOTS CLÉS : Suivi à long terme ; *Patella vulgata*. *Tellina tenuis*. Pollution pétrolière.

* Manuscrit reçu le 20 juillet 1990, version révisée acceptée pour publication le 15 avril 1991

INTRODUCTION

A l'occasion d'un suivi (1978-1988) de divers sites des Côtes d'Armor touchés par la pollution pétrolière de l'Amoco Cadiz en Mars 1978 (RAFFIN *et al.*, 1981, 1991) une attention particulière a été portée à l'évolution de populations de deux Mollusques : *Patella vulgata* L. et *Tellina tenuis* Da Costa, étudiés respectivement sur un site rocheux battu et une plage abritée de l'Île Grande (FIG. 1B, C et E de RAFFIN *et al.*, 1991).

La relative abondance, d'une part, la facilité de prélèvement, d'autre part, pouvaient permettre d'envisager une étude des éventuels effets à court et à long terme de la pollution pétrolière sur le développement de ces populations, sur la croissance des individus et sur leur longévité. Par ailleurs les données de la littérature étant assez nombreuses, il était possible de comparer nos résultats avec ceux déjà publiés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

TELLINES

Deux fois par an (printemps et automne), ont été prélevés environ 4,5 dm³ de sédiments sur 15 à 20 cm de profondeur aux 4 coins d'un carré de 100 cm x 100 cm en 5 stations réparties le long d'un transect composé de deux radiales parallèles distantes de 20 m sur la plage de Dourlin (FIG. 1C de RAFFIN *et al.*, 1991) (1 seule radiale a été utilisée en 1978).

Le grand axe des spécimens récoltés après tamisage (mailles du tamis : 0,5 cm) a été mesuré au pied à coulisse (à 0,1 mm près), méthode la plus utilisée chez les auteurs ayant travaillé sur *Tellina tenuis* de STEPHEN (1928) à BARNETT & WATSON (1986). De 1978 à 1986, les spécimens ont été remis en place après mesure. Les stries de croissance de la face externe des coquilles ont été étudiées à la loupe en lumière réfléchie sur fond noir sur les spécimens récoltés depuis 1986.

Le comptage des stries d'accroissement chez *Tellina tenuis* est une méthode controversée (STEPHEN, 1928 ; BARNETT & WATSON, 1986) cependant utilisée par FAURE (1969), MAC INTYRE (1970) et CONAN (1982) qui l'ont employée concurremment ou non avec la mesure du grand axe.

La coquille de telline, comme celle de beaucoup de Bivalves intertidaux, présente de nombreuses stries d'accroissement dont certaines apparaissent beaucoup plus marquées, soit par suite d'une largeur plus grande, soit par suite d'un contraste nettement plus important. Ce sont ces stries plus contrastées qui, en raison d'une répétitivité caractéristique, sont interprétées comme des stries annuelles correspondant à des ralentissements, voire des arrêts de croissance (LUTZ & RHOADS, 1980).

Leur dénombrement, si leur caractère annuel est fondé, peut permettre de déterminer l'âge de chaque individu, contrairement à l'analyse des classes de tailles qui ne peut donner qu'un âge moyen de chaque groupe. Dans ce travail nous rassemblons dans une même classe d'âge tous les animaux qui possèdent un nombre égal de stries annuelles (par exemple : classe 2 = deux stries, soit deux ans).

PATELLES

Les prélèvements ont été effectués deux fois par an, de l'automne 1979 à l'automne 1987 en 13 stations (distantes d'environ 10 m) d'un transect rocheux (Dourlin Rocheux : DLR - Île Grande ; Côtes d'Armor) (FIG. 1B et E de RAFFIN *et al.*, 1991). La station la plus haute (I) correspond à une zone battue par les vagues aux hautes mers de vives eaux ; la station la plus basse (XIII) se situe à la hauteur moyenne des basses mers de vives eaux.

Les patelles contenues dans un quadrat de 50 x 50 cm ont été comptées et mesurées en place. La dimension retenue est celle du grand axe de la coquille mesurée à l'aide d'un pied à coulisse (au dixième de mm près), comme l'ont réalisé la majorité des auteurs (par exemple PARRY, 1982 ; BAXTER, 1983).

RÉSULTATS

Les données recueillies pour les deux espèces ont été traitées avec des méthodes adaptées à chacune d'elles : relative homogénéité du milieu sableux des tellines, hétérogénéité station par station pour les patelles (stations exon-dées ou immergées, abritées ou non...)

TELLINES

Évolution des effectifs (FIG. 1)

Depuis 1978, année des premiers échantillonnages, on constate une augmentation de l'effectif en deux paliers (1978-1984 et 1984-1987) puis une chute fin 1987. Cette chute est suivie d'une remontée s'inscrivant dans la projection de la pente du premier palier. Un relevé effectué en septembre 1990 montre une chute de l'effectif qui se situe au niveau atteint en septembre 1984.

Les tellines sont plus abondantes dans les stations de bas niveau (IV et V).

Sur les 16 comptages (du printemps 1980 à l'automne 1988) où l'on trouve des tellines dans les stations équivalentes (en niveau) des deux radiales ouest et est du transect, on observe un nombre plus important de spécimens le long de la radiale ouest sans qu'il y ait de différence saisonnière dans 10 cas (5 fois au printemps et 5 fois à l'automne).

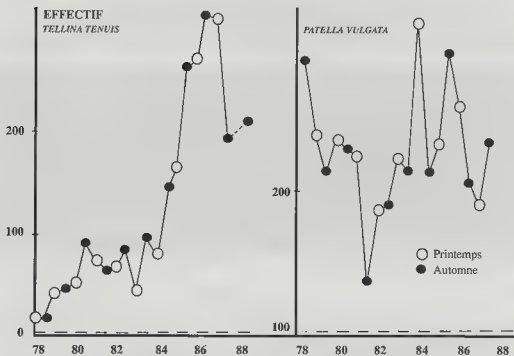


FIG. 1. — Évolution des effectifs de *Tellina tenuis* et *Patella vulgata*. Printemps ○ Automne ●
Changes in abundance of *Tellina tenuis* and *Patella vulgata*. Spring ○ Autumn ●

Evolution de la structure de la population

La taille moyenne des individus récoltés à chaque échantillonnage montre une décroissance au cours du temps. Cela n'est pas étonnant dans la mesure où le nombre d'individus de petite taille augmente.

Répartition des spécimens par classes de taille. — La figure 2 montre la répartition en classes de 1 mm pour 21 relevés ; les effectifs de chaque classe étant exprimés en pourcentage de l'effectif total du relevé. On en déduit les points suivants :

■ - Échantillonnage de printemps

On observe entre 1978 et 1982 d'importantes fluctuations (pic à 17 mm en 1980, puis à 10 mm en 1981), suivies d'une relative homogénéisation pour les années suivantes.

De 1978 à 1983, deux années (1979 et 1983) comportent des individus des plus petites tailles (5-6 mm).

Les spécimens des plus grandes tailles (21-22 mm) ne sont présents qu'en 1981 et 1984.

■ - Échantillonnage d'automne

De 1978 à 1988, il existe une alternance régulière entre années avec et sans individus des plus petites tailles (5-6 mm). Ceux des plus grandes tailles (21-22 mm) ne sont présents qu'épisodiquement (1979, 1981, 1986, 1987).

Tout au long de la séquence étudiée on peut suivre l'évolution de cohortes dont les individus constitutifs s'accroissent en taille d'année en année. En admettant que les spécimens de 5-7 mm aient un an (STEPHEN, 1953 ; MAC INTYRE, 1970 ; BARNETT, 1985 ; BARNETT & WATSON, 1986) on peut avancer que les tellines étudiées vivent au moins 5 ans. Ce serait par exemple le cas de la cohorte centrée sur les spécimens de 7 mm en automne 1980. Elle peut se retrouver au printemps 1981 (valeurs 9-10 mm), automne 1981 (valeur 12 mm), printemps 1982 (valeur 13 mm), automne 1982 (valeur 14 mm), printemps 1983 (valeur 16 mm), automne 1983 (valeur 17-18 mm) et printemps 1984 (valeur 21 mm).

Analyse de la structure de population par comptage des stries d'accroissement (TAB. I et II). — Cette méthode fait apparaître :

- Une durée de vie d'un maximum de 10 ans ;
- Une grande variabilité de la taille au sein d'une même classe d'âge (TAB. I : Dourlin, toutes stations) ;
- Une variabilité d'une année sur l'autre dans la taille des individus d'une même classe d'âge (TAB. I : Dourlin, toutes stations) ;
- A âge égal, d'une façon générale, une taille supérieure des spécimens récoltés sur la ligne est du transect pour chaque niveau, par rapport à celle des spécimens de la

TABLEAU I. — Tailles de *Tellina tenuis* pour trois relevés d'automne
 N = effectif, M = taille moyenne, Min = taille minimum, Max = taille maximum.

Tellina tenuis lengths in three autumnal samples. N = number, M = mean size, Min = minimum length, Max = maximum length

Classe d'âge	AUTOMNE 1986				AUTOMNE 1987				AUTOMNE 1988			
	N	M	Min.	Max.	N	M	Min.	Max.	N	M	Min.	Max.
2	2	6,20	6,10	6,30					22	7,60	5,90	11,00
3	92	7,63	5,10	10,90	81	10,57	7,10	15,20	38	9,48	5,60	12,90
4	115	11,36	6,30	17,70	67	13,69	9,50	18,70	83	12,36	7,80	17,30
5	75	14,98	10,30	20,00	35	14,92	12,90	19,30	49	14,06	11,50	18,10
6	11	16,82	14,60	19,40	2	17,05	16,30	17,80	25	15,60	11,90	19,40
7	8	18,41	15,00	21,20	1	18,20	18,20		2	17,10	17,00	17,20
8					3	19,60	19,30	19,90				
9					2	19,80	19,50	20,10				
10					1	21,40	21,40					

TABLEAU II. — Taille moyenne de *Tellina tenuis* par station (II à V) et par ligne (ouest et est) en automnes 1986, 1987, 1988.

Mean length of *Tellina tenuis* for the second to the fifth stations along the western and eastern lines (autumn 1986, 1987, 1988)

DATE	Classe d'âge	II Ouest	II Est	III Ouest	III Est	IV Ouest	IV Est	V Ouest	IV Est
1986	3	8,80	7,33		8,48	7,69	7,08	7,78	7,46
	4	12,07	11,93	12,89	11,81	10,07	11,29	9,85	11,43
	5	15,17	15,95	14,89	16,86	13,45	14,71	12,93	13,82
	6	18,65		17,60			16,90	15,60	
	7	19,85		21,20	19,10			15,55	
1987	3	10,91	11,53	9,82		9,39	11,54	9,92	11,12
	4	13,57	14,62	14,12		12,70	14,45	12,37	13,36
	5	16,07		13,68				13,80	
1988	2	7,42			8,12	7,72			6,89
	3	9,80		9,78	10,29	9,56	10,03	8,30	7,57
	4	12,73	13,77	11,67	12,77	12,05	13,57	10,70	12,80
	5	14,47		14,65	13,90		13,85	12,10	14,75
	6			15,93			16,14	13,28	14,90

TABLEAU III. — Effectif et longueur moyenne de *Patella vulgata* du transect en automne 1981, printemps 1984, automne 1985.

Number and mean length of *Patella vulgata* of the transect (autumn 1981, spring 1984, autumn 1985)

DATE		EFFECTIF	Longueur de la coquille (mm)	
			Moyenne	Écart-type
Automne	1981	125	17,5	8,3
Printemps	1984	253	15,5	7,7
Automne	1985	237	17,0	7,8

TABLEAU IV : Effectif et longueur moyens de *Patella vulgata*, par station, pour l'ensemble des 19 relevésMean number and mean length of *Patella vulgata* for each station for the whole sample.

STATION	EFFECTIF		LONGUEUR DE LA COQUILLE (MM)	
	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type
V	10	6	25,5	5,8
VII	13	4	23,7	3,3
VIII	19	5	15,6	1,7
IX	20	9	18,7	3,2
X	32	9	18,8	2,0
XI	42	15	18,4	2,2
XII	10	4	25,5	3,7
XIII	35	11	13,8	2,0

ligne ouest (TAB. II : automnes 1986, 1987 et 1988 ; ont été éliminés les stations I ouest et I est et les classes d'âge dont les effectifs nous semblaient insuffisants).

PATELLES

Totalité du transect : effectifs et tailles des individus

Analyse globale. — Des informations concernant l'évolution du nombre d'individus de la totalité du transect au cours des 19 relevés ont été données dans le précédent article (RAFFIN *et al.*, 1991). Trois relevés se sont révélés comme étant remarquables soit par un effectif réduit (automne 1981), soit qu'il ait considérablement augmenté (printemps 1984, automne 1985). Si on associe dans chaque cas l'effectif à la taille moyenne des coquilles il est possible de dresser le tableau III.

La moyenne de l'échantillon du printemps 1984 diffère certes de façon significative des deux autres : avec celle d'automne 1981, le *t* de Student est de 2,27 ; avec celle d'automne 1985, le *t* de Student est de 2,14 ; dans les deux cas au seuil de .05. Il nous semble cependant difficile de la prendre en compte pour l'instant dans la mesure où la longueur moyenne de la coquille n'exprime que très grossièrement les variations observables tout au long du transect. Une analyse par station nous semble à cet égard préférable.

Analyse par station. — L'analyse conjuguée des effectifs et des tailles des coquilles à la hauteur de chaque station se fait à partir des données des 19 relevés rassemblées dans le tableau IV.

Dans les hauts niveaux (stations V-VII), les effectifs faibles à peu élevés (de 0 à 23 individus) varient cependant dans une large mesure d'un prélèvement à l'autre. La taille des spécimens est importante comme en

témoigne la longueur moyenne dans les stations V (25,5 mm) et VII (23,7 mm).

Dans les niveaux moyens (stations VIII à XI) les effectifs moyens augmentent régulièrement d'une station à la suivante (19 ; 20 ; 32 ; 42 mm) et la variabilité y est plus faible ; en revanche la taille moyenne des individus révèle une certaine constance (15,6 ; 18,7 ; 18,8 ; 18,4 mm).

La station XII est, répétons-le, située dans une cuvette ; elle constitue un cas particulier à ce niveau du transect. On y observe un nombre régulièrement peu élevé (10) d'individus de grande taille (moyenne 25,5 mm) sans doute sédentaires.

La station XIII correspond aux bas niveaux, très battus à marée basse, où il n'a pas toujours été possible de faire les mesures souhaitées (automne 1978, année 1979, automne 1982). Les individus y sont toujours en abondance (35) et la valeur de la moyenne (13,8 mm) montre que les petits individus prédominent.

Structure des populations. — La figure 3 montre, pour les 19 relevés, la répartition des tailles en 13 classes (de 4 mm), les effectifs de chaque classe étant exprimés en pourcentage de l'effectif total du transect. L'espoir de mettre en évidence, ici comme chez les tellines, des cohortes d'individus dont la taille va croissant avec le temps doit être abandonné.

L'article précédent (RAFFIN *et al.*, 1991) a permis, à partir de considérations portant sur les variations d'effectifs, de définir en automne 1981, au printemps 1984 et en automne 1985, des stations qui expriment le plus nettement ces modifications d'effectifs : elles ont été retenues sous le nom de stations « sensibles » : il s'agit des stations IX, X et XI ; l'analyse par station et le tableau IV viennent à nouveau de singulariser ces stations à la hauteur de la moyenne des tailles des coquilles (de 18,4 à 18,7 mm).

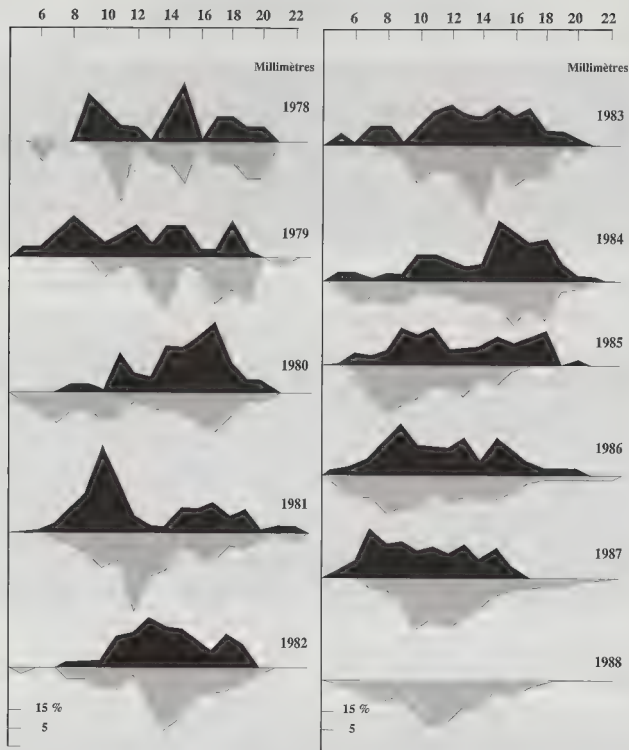


FIG. 2. — Évolution de la population de *Tellina tenuis* (1978-1988).
Distribution des fréquences de taille (voir texte). Gris = relevé de printemps.

Changes in population of Tellina tenuis from 1978 to 1988
Length frequency distribution (see text). Shaded = Spring samples

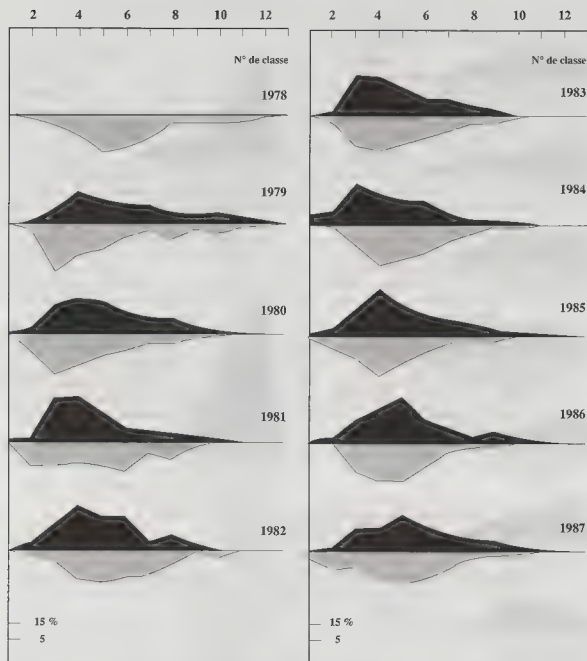


FIG. 3. — Évolution de la population de *Patella vulgata* (1978-1988)
Distribution des fréquences de taille (voir texte). Gris = relevé de printemps

Changes in population of *Patella vulgata* from 1978 to 1988
Length frequency distribution (see text). Shaded = Spring samples.

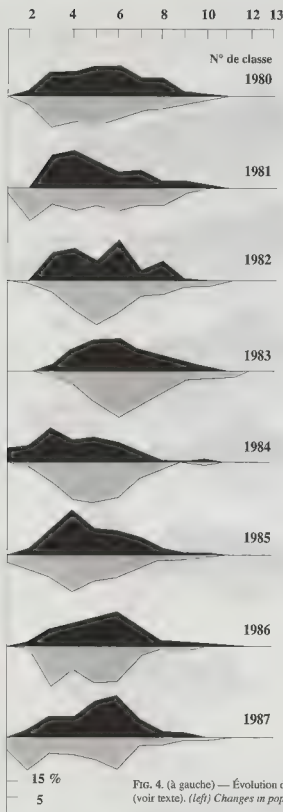


FIG. 4. (à gauche) — Évolution de la population de *Patella vulgata* (1978-1988). Portion moyenne du transect (voir texte). (left) Changes in population of *Patella vulgata* from 1978 to 1988. Middle transect level (see text).

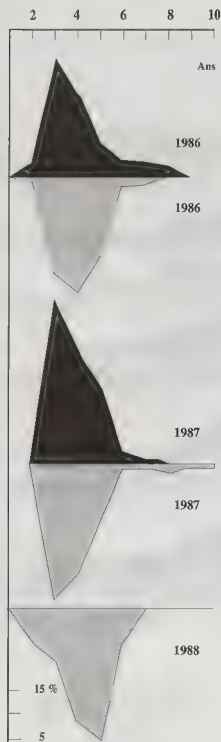


FIG. 5. (à droite) — Évolution de la population de *Tellina tenuis* (1986-1988). Distribution des fréquences de classes d'âge d'après comptage des stries d'accroissement (voir texte). Gris = relevé de printemps. (right) Changes in population of *Tellina tenuis* (from 1986 to 1988). Frequency distribution of age classes according to growth rings count (see text). Shaded = Spring samples

La suite de nos calculs nous a naturellement orienté vers une analyse limitée à cette portion de transect.

Transect réduit aux stations IX, X et XI

Effectifs et tailles. — On retrouve bien entendu les résultats précédents pour ce qui concerne les effectifs puisque c'est par le truchement de ce paramètre que les stations IX, X et XI ont été sélectionnées. On y relève également des variations dans la taille moyenne des coquilles (TAB. V a).

La baisse des effectifs de ces stations est également importante pour d'autres dates de relevés ; elle s'accompagne alors d'une augmentation plus marquée de la taille moyenne des individus (TAB. V b).

L'examen de l'ensemble des résultats qu'apporte ce type d'investigation (du printemps 1980 à l'automne 1987) montre enfin :

- que l'effectif limité à ces trois stations varie de 40,5 % (automne 1982) à 43,1 % (printemps 1982) puis 57,7 % (printemps 1984) de la totalité du transect sans qu'il soit possible d'établir des corrélations entre les valeurs des différents pourcentages et la diminution ou l'augmentation de l'effectif global d'une part, la succession des stations d'autre part.

- en revanche il faut noter que l'augmentation des effectifs s'accompagne d'une augmentation des individus de petite taille (baisse de la valeur moyenne par exemple pour l'échantillon de printemps 1984). Réciproquement la

baisse des effectifs se fait souvent aux dépens de petits individus puisque la taille moyenne augmente (automne 1983 : taille moyenne 20,2 mm) ; ceci ne peut cependant pas être généralisé (automne 1981 : la taille moyenne diminue : 17,0 mm).

Structure des populations. — La figure 4 montre, pour chaque relevé, la répartition des tailles des individus (dans 13 classes de 4 mm), les effectifs étant exprimés en pourcentage de la somme des effectifs de ces trois stations.

Contrairement à la figure 3, certains aspects suggèrent la répartition en cohortes analogues à ce qu'on a observé chez les tellines : lorsque les petits individus sont en grand nombre (dans les classes 1 et 2 ; automne 1981, printemps 1984, automne 1985 et automne 1987), on observe une augmentation des effectifs dans les classes 3, 4 et 5 dans les relevés qui suivent (printemps et automne 1982, automne 1984 et printemps 1985, printemps et automne 1986) ; mais il n'est pas possible d'établir une relation entre ces aspects et la succession des saisons.

En conclusion on retiendra :

- la relative constance dans la composition du transect au cours du temps ;
- au sein du transect, trois stations apparaissent comme étant plus marquées par les variations des effectifs : les stations IX, X et XI ;
- ces mêmes stations sont peuplées d'individus dont la taille moyenne reste sensiblement la même au cours des différents relevés.

TABLEAU V a et b. — Effectif et longueur moyenne de *Patella vulgata*.

Transect réduit aux stations IX, X et XI.

a) automne 1981, printemps 1984, automne 1985.

b) printemps 1982, automne 1982, automne 1983

Number and mean length of *Patella vulgata* of the reduced transect : IX, X and XI stations

a) autumn 1981, spring 1984, autumn 1985

b) spring 1982, autumn 1982, autumn 1983

DATE		EFFECTIF	LONGUEUR DE LA COQUILLE (MM)		POURCENTAGE PAR RAPPORT À L'EFFECTIF TOTAL DU TRANSECT
			Moyenne	Écart-type	
TABLEAU Va					
Automne	1981	67	17,0	8,5	56,3
Printemps	1984	146	14,5	7,6	57,7
Automne	1985	134	16,7	7,8	56,5
TABLEAU Vb					
Printemps	1982	69	19,3	6,8	43,1
Automne	1982	66	19,5	6,5	40,5
Automne	1983	71	20,2	6,1	39,7

DISCUSSION

ÉVOLUTION DE L'EFFECTIF ET DE LA RÉPARTITION DES TELLINES

Les variations d'effectifs observées dans notre population sont comparables à celles déjà notées par STEPHEN (1928, 1929, 1931, 1932 et 1938), MAC INTYRE (1970), MUUS (1973), BEUKEMA *et al.* (1978), BEUKEMA (1979), CHASSE & GUENOLE-BOUDER (1981) et BARNETT & WATSON (1986). Elles peuvent être attribuées autant à des phénomènes naturels qu'à l'addition des effets directs (pétrole) ou indirects (produits de nettoyage) des naufrages de l'Amoco Cadiz (1978) et du Tanio (1980).

Plusieurs hypothèses sont possibles :

Hypothèse A. — La pollution pétrolière de l'Amoco Cadiz et ses conséquences (nettoyage) ont eu un effet dépressur sur la population de tellines qui s'est ensuite peu à peu reconstituée. On notera que la pollution pétrolière liée au naufrage du Tanio (1980) n'a pas eu les mêmes conséquences. Mais il est vrai que son amplitude était nettement moindre. CHASSE (1978) et CROSS *et al.* (1978) constatent une mortalité de l'espèce variable selon les sites touchés par le pétrole de l'Amoco Cadiz : très importante en certains cas, négligeable en d'autres. CHASSE & GUENOLE-BOUDER (1981) disposant d'études réalisées sur certains peuplements benthiques avant cet accident (notamment à St Eflam, une plage particulièrement atteinte) ont observé une augmentation de la population de 1964 à

1978, une régression après la pollution puis une reprise importante un an après. CONAN (1982) estime que cette pollution n'a pas eu d'effet apparent sur la croissance des tellines mais que le recrutement, bien qu'important, est resté instable pendant les trois années qui ont suivi l'échouage.

Hypothèse B. — le faible niveau de population observé en 1978 est dû à une fluctuation naturelle comparable à celles qu'observent divers auteurs et qui sont attribuées au jeu de divers facteurs naturels tels que :

- la température intervenant soit directement sur les adultes (BEUKEMA, 1979) ou sur leur reproduction (STEPHEN, 1938 ; BARNETT, 1985 ; BARNETT & WATSON, 1986), soit sur l'abondance du plancton donc de l'alimentation des larves pélagiques et des jeunes (TREVALLION & ANSELL, 1967),

- la prédation (ANSELL & TREVALLION, 1967 ; MAC INTYRE, 1970 ; STEELE & EDWARDS, 1970 ; TREVALLION, 1971 ; CONAN, 1982).

Des phénomènes parasitaires (castration par développement de trématodes, POLI, 1973) peuvent aussi être invoqués.

Les premières observations de CHASSE (1978) selon lesquelles *Tellina tenuis* semble avoir été peu sensible à la pollution pétrolière confirmeraient cette hypothèse.

- Hypothèse C : conjonction d'un effet dépressur et d'une fluctuation naturelle.

Nous n'avons pas d'élément permettant de trancher avec certitude en faveur de l'une de ces trois hypothèses, même si l'hypothèse A nous semble la plus plausible.

TABLEAU VI. Données de la littérature sur la taille du grand axe de *Tellina tenuis* (classe d'âge 2 ans) et sur le nombre de classes d'âge

(1) d'après réinterprétation des données de STEPHEN (1929) et MAC INTYRE (1970).

(2) d'après réinterprétation des données de STEPHEN (1928 à 1953)

(3) Nos résultats par lecture des stries d'accroissement.

Literature data on two years old *Tellina tenuis* length and on age classes number

AUTEURS	TAILLE EN MM	NOMBRE DE CLASSES D'ÂGE INDIQUÉ PAR LES AUTEURS	MAILLE DU TAMIS UTILISÉ
Provenance des spécimens étudiés			
STEPHEN 1928 1929	8 - 11,5	4	
Ouest Écosse 1953	7	5	2 mm
TREVALLION & ANSELL 1967	5	7	
Ouest Écosse			
FAURE 1969	12,1 - 14,5	6	2 mm
Ile de Ré			
MAC INTYRE 1970	6 - 8	8	0,5 mm
Ouest Écosse			
MUUS 1973 (1)	3 - 4	8	
BARNETT & WATSON 1986	7,5 - 9	4	
Ouest Écosse (2)	7	4	0,5 mm
RAFFIN & COLL. (3)	6 - 8	10	5 mm
Côte d'Armor			

EVOLUTION DE LA STRUCTURE DE LA POPULATION DES TELLINES

Au delà de l'aspect quantitatif, cette étude avait pour but de tenter d'évaluer les répercussions de la pollution pétrolière sur la structure de la population. Le critère retenu devait être le pourcentage des jeunes (recrutement) par rapport aux individus matures. Les résultats de la mesure de la taille et le comptage des stries d'accroissement pour certains échantillons devaient être confrontés aux données de la littérature sur ces critères et sur la maturité sexuelle.

Pour ce qui concerne l'âge estimé en fonction de la taille et le nombre de classes d'âge, les données varient beaucoup d'un auteur à l'autre comme en témoigne la figure 5. Ces différences peuvent aussi bien s'expliquer par les techniques d'échantillonnage utilisées (diamètre de la maille du tamis permettant de récolter ou non des spécimens de petite taille) que par des variations de taille en fonction de la localisation géographique (voire topographique) des populations étudiées.

Ainsi STEPHEN (1928, 1929, 1931, 1932, 1938 et 1953) et FAURE (1969) ont-ils utilisé des tamis à maille de 2 mm, alors que MAC INTYRE (1970), puis BARNETT & WATSON (1986) se sont servi de tamis de 0,3 mm de maille. C'est d'ailleurs pourquoi MUUS (1973) et BARNETT & WATSON (1986) ont réinterprété les travaux de STEPHEN (1928, 1929, 1931, 1932, 1938 et 1953) en faisant valoir que cet auteur avait, par biais technique, sous-estimé les classes jeunes. Il n'en reste pas moins qu'il est vraisemblable que les populations de *Tellina tenuis* aient des caractéristiques différentes dans l'aire de répartition comme le laissent supposer les résultats de STEPHEN (1928, 1929, 1931, 1932, 1938 et 1953) et de FAURE (1969). MAC INTYRE & ELEFTHERIOU (1968), MAC INTYRE (1970) et WILSON (1976) notent des variations importantes d'un site à l'autre dans un même secteur côtier.

La méthode d'échantillonnage utilisée sur la plage de Dourlin n'a pas permis de récolter les individus les plus jeunes (< 5 mm). On peut cependant tenter d'apprécier l'évolution de la structure de population du site (FIG. 2). Que ce soit au printemps 1978 (après le naufrage de l'Amoco Cadiz en mars) ou au printemps 1980 (après celui du Tanio en mars) on constate que les individus les plus jeunes (5-8 mm) font défaut ou sont très rares, phénomène observé également en 1981, 1982 et 1984, années sans pollution pétrolière. Le fait que l'on puisse retrouver fréquemment ces jeunes individus à l'automne (1978, 1980, 1982, 1984) et suivre les années suivantes les cohortes correspondant à des vides apparents laisse penser qu'ils sont plutôt dus à des déplacements topographiques ou à des limitations temporaires à l'implantation qu'à un défaut de recrutement. Ces déplacements ou cette absence d'implantation pourraient être aussi bien provoqués par la pollution pétrolière que par d'autres facteurs.

L'utilisation des stries d'accroissement sur le matériel récolté en 1986, 1987 et 1988 n'apporte pas d'éléments nouveaux si ce n'est que cette méthode couplée avec les mesures des tailles rend encore plus complexe l'analyse des résultats. Déjà l'utilisation de la seule mesure de la taille (grand axe) rend difficile les comparaisons sur lesquelles nous comptons. En effet une étude bibliographique montre que les auteurs donnent des valeurs fort variables pour la taille des individus d'une même classe d'âge (TAB. VI). Cela peut être dû soit à une réelle variation entre populations de sites distincts, soit à des interprétations différentes des étapes de la croissance. Pour ce qui concerne notre matériel, en comparant la population des années 1986 et 1987 décrite d'après la taille (histogramme, FIG. 2) avec les résultats exprimés par le critère d'âge (FIG. 5 : répartition par classes d'âge annuelles, exprimée en pourcentage de l'effectif total du relevé), on retrouve la même allure générale. Il semble hasardeux de vouloir aller plus loin. La grande variabilité observée peut rester inexplicable faute sans doute qu'un nombre suffisant de paramètres ait été recueilli lors de ce suivi, par exemple : température, influence des activités humaines au delà de la pollution pétrolière et de ses effets directs ou indirects. C'est le cas du développement du tourisme local accompagné de l'implantation d'un terrain de camping et du rejet diffus d'eaux usées mais aussi de l'enrichissement généralisé des eaux littorales par l'arrivée d'eaux douces chargées en nitrates et phosphates favorisant l'abondance du plancton dont TREVALLION & ANSELL (1967) ont montré le rôle pour la croissance larvaire de *Tellina tenuis*.

ÉVOLUTION DE L'EFFECTIF ET DE LA RÉPARTITION DES PATELLES

Dans le domaine des modalités d'évolution des populations, d'utiles informations nous ont été apportées par les travaux de RUSSEL (1907, 1909), MOORE (1934), FISCHER-PIETTE (1948), JONES (1948), SOUTHWARD (1956, 1967), BALLANTINE (1961), CHOQUET (1968, 1969), COOK *et al.* (1969), LEWIS & BOWMAN (1975), SOUPLET (1976), LUCKENS (1975), BOWMAN & LEWIS (1977), BAXTER (1983), si l'on s'en tient à notre espèce *Patella vulgata*. Si, bien entendu, les critères retenus sont en premier lieu le nombre d'individus et la longueur de la coquille, les autres moyens d'investigations diffèrent ensuite considérablement et font intervenir la localisation des individus (hauts niveaux, niveaux moyens, bas niveaux), le rythme des saisons et les conditions climatiques, la couverture algale, la faune associée... Le récent travail de BAXTER (1983) montre cependant de façon critique que de telles méthodes doivent prendre en compte, non pas la longueur mais le poids de la coquille si on veut donner plus de rigueur à ce genre d'analyse. L'impression générale est celle d'une très grande variabilité ; nous somme contraints de reconnaître

que nos propres résultats nous conduisent à partager ce point de vue. Par exemple si on accepte l'hypothèse formulée par HAWKINS & HARTNOLL (1983) qui distinguent des animaux jeunes (dont la coquille mesure moins de 15 mm) des individus « adultes » (dont la coquille mesure plus de 15 mm), on obtient sur notre transect, du printemps 1980 à l'automne 1987, le type de répartition illustré par le tableau VII.

Il n'apparaît pas possible d'établir une relation entre la saison considérée et le pourcentage de petits individus, que le nombre total d'individus du transect soit en régression (*) ou en augmentation (**). Ces mêmes auteurs (HAWKINS & HARTNOLL, 1983), par leur figure 12 montrent l'abondance des adultes dans les bas niveaux (ce qui n'est pas notre cas) ; en revanche les petits individus, en grand nombre et en toutes saisons, se localisent surtout dans les bas et moyens niveaux (ce que nous avons aussi pu observer). L'accent est mis enfin sur la relation d'interdépendance qui existerait entre les populations de patelles et la couverture algale (Fucus surtout), ce que nous n'avons pas eu non plus l'occasion de retrouver sur notre transect (RAFFIN *et al.*, 1991).

Ce que l'on retiendra de nos observations, c'est que la fixation des larves doit s'opérer dans les bas niveaux où les individus vont grandir jusqu'à en moyenne 13 mm (station XIII). Ces jeunes individus se localisent ensuite dans des niveaux plus élevés où ils présentent une taille que certains considèrent comme le passage à l'état adulte (HAWKINS & HARTNOLL, 1983) (18 mm en moyenne : stations IX, X et XI). Ce passage doit correspondre à une phase de grande sensibilité puisqu'on peut y observer les grandes modifications dans les effectifs. Les animaux de grande taille, enfin, qui représentent de 10 % à 30 % des effectifs de notre transect, restent alors à l'abri de cuvettes des bas niveaux ou gagnent les hauts niveaux (taille moyenne 25 mm : stations XII, VII et V).

C'est sur ces données de base dont on vient d'évoquer brièvement le caractère pour le moins fluctuant, que l'on veut tenter de montrer maintenant l'impact d'une pollution pétrolière.

Aucun résultat ne nous semble être déterminant. A l'extrême, même la disparition totale de la communauté ne fait pas l'unanimité puisque SOUTHWARD & SOUTHWARD (1978) parlent d'une très grande mortalité, suivie il est vrai d'une rapide restauration. CHASSE (1978) parle d'une mortalité de 0 à 100 % (avec une moyenne de 20 %) ; CLARK *et al.* (1978) évoquent une baisse régulière des effectifs suivie ensuite d'une remontée. C'est également le point de vue de BAKER (1976), auquel nous entendons nous ranger, en précisant cependant que la mortalité est très certainement massive dans l'immédiat pour les individus de grande taille et que le pétrole perturbe l'été suivant la fixation des larves (SOUPLET, 1976) ; les effets n'en seront observables que quelques années après : c'est sans doute ce que révèlent dans notre étude les résultats de l'automne 1981, comme conséquence de la pollution du printemps 1978 ; mais on observe des modifications de même nature, trop éloignées dans le temps pour qu'on puisse les attribuer aux effets des hydrocarbures.

L'étude détaillée de ces deux populations d'espèces intertidales confirme les vues de SOUTHWARD (1982) et d'autres auteurs. Sans une analyse en continu et sur le long terme des nombreux facteurs qui interviennent sur la dynamique d'une population ou d'un écosystème, l'établissement des effets réels, à court comme à long terme, d'un accident majeur tel qu'une pollution pétrolière importante est difficile voire impossible. A côté des cas évidents de mortalité massives et immédiates CHASSE *et al.*, 1967 ; CHASSE, 1978 ; MONNAT, 1978 ; CROSS *et al.*, 1978 ; CONAN, 1982...) observés après de tels accidents sur le littoral breton (et ailleurs), les zones d'ombre restent nombreuses. D'une certaine manière la

TABLEAU VII — Effectif des classes de taille 1, 2 et 3 de *Patella vulgata* en pourcentage de l'effectif total
Number in length classes (1, 2 and 3) of *Patella vulgata* as percentage of total sample

DATE	EFFECTIF DES CLASSES DE TAILLES 1, 2, 3 (< 16 MM) EN % DE L'EFFECTIF TOTAL	
Automne	1980	56,3
Automne	1981*	44,8
Automne	1982	27,7
Automne	1985**	54,5
Printemps	1980	41,3
Printemps	1983	51,6
Printemps	1984**	58,5
Printemps	1986	36,3
Printemps	1987	32,1

différence entre le comportement de *Patella vulgata* et de *Tellina tenuis*, tel que nous avons tenté de l'analyser, illustre cette ambiguïté.

Par exemple pour *Tellina tenuis* les résultats des travaux de BARNETT (1971, 1972, 1985) et de BARNETT & WATSON (1986) sur les effets à long terme d'une pollution thermique sur cette espèce conduisent à des conclusions similaires. Après la mise en service d'un réacteur nucléaire rejetant l'eau du circuit de refroidissement en mer et y provoquant une élévation de température, BARNETT & WATSON (1986) constatent les faits suivants :

- un recrutement plus important dans la zone thermiquement polluée que dans la zone témoin ;

- une augmentation spectaculaire de l'effectif des spécimens de la zone polluée d'une taille identique à ceux de la zone témoin à qui les auteurs attribuent un âge supérieur à 2 ans. Quatre ans après la mise en route du réacteur, l'effectif chute puis remonte et se maintient au dessus du niveau qu'il atteignait avant la pollution thermique. La zone témoin dont l'effectif est très supérieur à celui de la zone polluée est le siège de fluctuations de tellines quasi synchrones à celles de la zone polluée. Néanmoins l'effectif atteint en fin d'étude reste inférieur à ce qu'il était avant la mise en service du réacteur ;

- un accroissement de la taille moyenne (calculée sur 10 spécimens par échantillon) des plus gros individus en zone polluée.

Devant ces résultats BARNETT & WATSON (1986) restent prudents. Ils suggèrent en conclusion que les conditions de température, avant, pendant et après la ponte des tellines sont vraisemblablement des facteurs importants de la variabilité à long terme de l'espèce sur les sites étudiés.

Pour ce qui concerne les patelles, les observations mettent en évidence aussi une très grande variabilité sans qu'il soit possible de l'interpréter en fonction des cycles saisonniers. Les effets d'une pollution pétrolière semblent donc difficiles à apprécier à moyen et long terme.

CONCLUSIONS

Du point de vue méthodologique, la méthode d'analyse de population de *Tellina tenuis* (taille et comptage des stries annuelles d'accroissement) ne nous a pas apporté les résultats escomptés. Cette espèce est sujette à des variations de taille et de croissance au sein des différentes populations et entre populations distinctes. Il n'est donc pas possible d'utiliser de tels critères pour évaluer l'impact du facteur pollution pétrolière. Ne resterait alors que le critère abondance dans la mesure où l'on puisse connaître au préalable le cycle des fluctuations naturelles sur une longue période.

Nous sommes amenés à une conclusion de même nature pour *Patella vulgata* si l'on s'en tient, comme l'ont

fait de nombreux auteurs, aux variations de la taille et des effectifs. Après ce travail qui porte sur un laps de temps trois fois plus long que celui de HAWKINS & HARTNOLL (1983) d'une durée de deux ans et demi nous rejoignons les conclusions de ces auteurs :

« La surveillance d'un faciès rocheux comme moyen de détection et d'évaluation d'une pollution est sans aucun doute une démarche vaine, tant sur le plan du temps que des moyens consacrés. »

Nous espérons cependant que les résultats proposés pourront, même partiellement, contribuer à une meilleure connaissance des modalités d'évolution des populations de *Patella vulgata* et de *Tellina tenuis*.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement M. le Professeur J.-P. PINOT de l'Université de Brest ainsi que Mme PINOT pour l'aide qu'ils nous ont aimablement prodiguée à Trébeurden.

BIBLIOGRAPHIE

- ANSELL, A.D. & TREVALLIION, A. 1967. — Studies on *Tellina tenuis*, da Costa. I. Seasonal growth and biochemical cycle. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 1 : 220-235.
- BAKER, J.M. 1976. Ecological changes in Milford Haven during its history as an oil port. In BAKER, J.M. (ed), *Marine ecology and oil pollution*. Applied Science Publishers, London : 55-66.
- BALLANTINE, W.J. 1961. — *The population dynamics of Patella vulgata and other limpets*. Ph. D. thesis. Queen's Mary College, University of London, 236 p.
- BARNETT, P.R.O. 1971. — Some changes in intertidal sand communities due to thermal pollution. *Proc. Roy. Soc. London, B* 177 : 353-364.
- BARNETT, P.R.O. 1972. — Effects of warm water effluents from power stations on marine life. *Proc. Roy. Soc. London, B* 180 : 497-509.
- BARNETT, P.R.O. 1985. — The effect of temperature on the growth of planktonic larvae of *Tellina tenuis*, da Costa. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 89 : 1-10.
- BARNETT, P.R.O. & WATSON, J. 1986. — Long term change in some benthic species in the Firth of Clyde, with particular reference to *Tellina tenuis*, da Costa. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 90B : 287-302.
- BAXTER, J.M. 1983. — Allometric relationships of *Patella vulgata* L. Shell characters at three adjacent sites at Sanswick Bay in Orkney. *J. Nat. Hist.* 17 : 743-755.
- BEUKEMA, J.J. 1979. — Biomass and Species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea : effects of a severe winter. *Neth. J. Sea Res.* 13 (2) : 203-223.
- BEUKEMA, J.J., DE BRUIN, W. & JANSEN, J.J. — 1978. Biomass and Species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea : long-term changes during a period with mild winters. *Neth. J. Sea Res.* 12 (1) : 58-77.
- BOWMAN, R.S. & LEWIS, J.R. 1977. — Annual fluctuations in the recruitment of *Patella vulgata* L. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 57 : 793-815.
- CHASSE, C. 1978. Esquisse d'un bilan écologique provisoire de l'impact de la marée noire de l'Amoco Cadiz sur le littoral. Pub. CNEXO, 6. 115-134.
- CHASSE, C. & GUÉNOLE-BOUDER, A. 1981. — Comparaison quantitative des populations benthiques des plages de St. Eflam et St. Michel en grève avant et depuis le naufrage de l'Amoco Cadiz. In CNEXO (ed) *Amoco Cadiz Conséquences d'une pollution accidentelle par les hydrocarbures*. Brest : 347-357.

- CHASSE, C., L'HARDY-HALOS, M. T. & PERRIT, Y. 1967. — Esquisse d'un bilan des pertes biologiques provoquées par le mazout du « Torrey-Canyon » sur le littoral du Tregor. *Penn ar Bed*, 50 : 107-112.
- CHOQUET, M. 1968. Croissance et longévité de *Patella vulgata* L. — (Gastéropode, Prosobranchie) dans le Boulonnais. *Cah. Biol. Mar.*, 9 : 449-468.
- CHOQUET, M. 1969. Contribution à l'étude du cycle biologique et de l'inversion du sexe chez *Patella vulgata* (Mollusque, Gastéropode, Prosobranchie). Th. Doc. Etat Fac. Sci. Lille, 234p.
- CLARK, R.C., PATTEN, B.G. & DENIKE, E.E. 1978. — Observations of a cold-water intertidal community after 5 years of a low-level, persistent oil spill from the General M.C. Meigs. *J. Fish Res. Board Can.*, 35 : 754-765.
- CONAN, G. 1982. — The long-term effects of the Amoco Cadiz oil spill. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 297 : 139-149.
- COOK, A., BAMFORD, O.S., FREEMAN, J.D.B. & TEIDEMAN, D.J. 1969. — On study of the homing habit of the limpet. *Animal Behaviour*, 17 : 330-339.
- CROSS, F.A., DAVIS, W.P., HOSS, D.E. & WOLFE, D.E. 1978. — The Amoco Cadiz oil spill. A preliminary scientific report : biological observations NOAA/EPA Special Report, 197-215.
- FAURE, G. 1969. — Ecologie et croissance de *Tellina tenuis* da Costa sur les côtes de la Charente-maritime. *Tethys*, 1 (2) : 383-394.
- FISCHER PIETTE, E. 1948. — Sur les éléments de prospérité des Patelles et sur leur spécificité. *J. Conchyliol.*, 88 : 45-96.
- HAWKINS, S.J. & HARTNOLL, R.G. 1983. — Changes in a rocky shore community : an evaluation of monitoring. *Mar. Environ. Res.*, 9 : 131-181.
- JONES, N.S. 1948. Observations and experiments on the biology of *Patella vulgata* at Port St Mary, Isle of Man. *Proc. Liverpool Biol. Soc.*, 56 : 60-77.
- LEWIS, J.R. & BOWMAN, R.S. 1975. — Local habitat induced variations in population dynamics of *Patella vulgata* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 17 : 165-203.
- LUCKENS, P.A. 1975. — Competition and intertidal zonation of barnacles at Leigh, New Zealand. *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.*, 9 : 379-394.
- LUTZ, R.A. & RHOADS, D.L. 1980. Growth patterns within the molluscan shell, an overview. In : Rhoads, D.C. and R.A. Lutz (eds), *Skeletal Growth of Aquatic Organisms*. Plenum Press, N.Y. 750p.
- MACINTYRE, A.D. 1970. — The range of biomass in intertidal sand, with special reference to the bivalve *Tellina tenuis*. *J. mar. biol. Ass. UK*, 50 : 561-575.
- MACINTYRE, A.D. & ELEFTHERIOU, A. 1968. — The bottom fauna of a flatfish nursery ground. *J. mar. biol. Ass. UK*, 48 : 113-142.
- MONNAT, J.Y. 1978. — Effet du pétrole de l'« Amoco Cadiz » sur les oiseaux de mer. *Bilan provisoire* CNEOX, Actes de Colloques, 6 : 135-142.
- MOORE, H.B. 1934. — The biology of *Balanus balanoides*. IV. Relation to environmental factors. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 20 : 279-307.
- MUUS, K. 1973. — Settling, growth and mortality of young bivalves in the Oresund. *Ophelia*, 12 : 79-116.
- PARRY, G.D. 1982. — The evolution of the life histories of four species of intertidal limpets. *Ecol. monographs*, 52 (1) : 65-91.
- POLI, G. 1973. — Cycle reproducteur de Mollusques lamellibranches et gastéropodes du Bassin d'Arcachon. Thèse de 3^{ème} cycle, Université Paris VI.
- RAFFIN, J.P., GODINEAU, J.C., RIBIER, J., PLATEL, R., FRANCILLON, H., MEUNIER, F.J. & BENESE, G. 1981. — Evolution sur trois années de quelques sites littoraux de Bretagne après pollution pétrolière (Amoco Cadiz, 1978). *Cah. Biol. mar.*, XXI : 323-348.
- RAFFIN, J.P., FRANCILLON-VIEILLLOT, H., GODINEAU, J.C., MEUNIER, F.J., PLATEL, R. & RIBIER, J. 1991. — Survit à long terme (1978-1988) de quelques sites littoraux bretons après pollution pétrolière (Amoco Cadiz). *Bull. Ecol.*, 22 : 363-374.
- RUSSELL, E.S. 1907. — Environmental studies on the limpets. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 58 : 856-870.
- RUSSELL, E.S. 1909. — The growth of the shell of *Patella vulgata* L. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 79 : 235-253.
- SOUPLET, A. 1976. — Etude de la croissance et de la longévité de quelques Gastéropodes du littoral de Normandie. *Haliotis*, 7 : 88-92.
- SOUTHWARD, A.J. 1956. — The population balance between limpets and seaweeds on wave-beaten rocky shores. *Rep. Mar. Biol. St. Port Erin*, 68 : 20-29.
- SOUTHWARD, A.J. 1967. — Recent changes in abundance of intertidal barnacles in South west England : a possible effect of climatic deterioration. *J. mar. biol. Ass. UK*, 47 : 81-95.
- SOUTHWARD, A.J. 1982. — An ecologist's view of the implications of the observed physiological and biochemical effects of petroleum compounds on marine organisms and ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 297 : 241-255.
- SOUTHWARD, A.J. & SOUTHWARD, E.C. 1978. — Recolonization of rocky shores in Cornwall after use of toxic dispersants to clean up the Torrey Canyon spill. *J. Fish Res. Board Can.*, 35 : 682-706.
- STEELE, J.H. & EDWARDS, R.C.C. 1970. — The ecology of O. group plaice and common dabs in Loch Ewe. IV. Dynamics of the plaice and dab populations. *J. exp. mar. biol. Ecol.*, 4 : 174-187.
- STEPHEN, A.C. 1928. — Notes on the biology of *Tellina tenuis* da Costa. *J. mar. biol. Ass. UK*, 15 : 683-702.
- STEPHEN, A.C. 1929. — Studies on the Scottish marine fauna : The fauna of the sandy and muddy areas of the tidal zone. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, 56 : 291-306.
- STEPHEN, A.C. 1931. — Notes on the biology of certain Lamellibranchs on the Scottish coast. *J. mar. biol. Ass. UK*, 17 : 277-300.
- STEPHEN, A.C. 1932. — Notes on the biology of some lamellibranchs in the Clyde area. *J. mar. biol. Ass. UK*, 18 : 51-68.
- STEPHEN, A.C. 1938. — Production of large broods in certain marine lamellibranchs with a possible relation to weather conditions. *J. an. Ecol.*, 7 : 130-143.
- STEPHEN, A.C. 1953. — Life on sandy shores. In *Essays in marine biology* eds Marshall, S.M. et Orr, A.P., pp. 50-72. Edinburgh : Oliver and Boyd.
- TREVALLION, A. 1971. — Studies on *Tellina tenuis* da Costa. III. Aspects of general biology and energy flow. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 7 : 95-122.
- TREVALLION, A. & ANSELL, A.D. 1967. — Studies on *Tellina tenuis* da Costa. II. Preliminary experiments in enriched sea water. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 1 : 257-270.
- WILSON, J.G. 1976. — Dispersion of *Tellina tenuis* from Kames Bay, Mullport, Scotland. *Mar. Biol.*, 37 : 371-376.

INFLAMMABILITÉ ET COMBUSTIBILITÉ DES PRINCIPALES ESPÈCES VÉGÉTALES DES LANDES DE BRETAGNE*

Françoise FORGEARD⁽¹⁾ et Marc LEBOUVIER⁽²⁾

UA 696 du CNRS PIREN 198 589, Pays de Paimpont, Université de Rennes I.

⁽¹⁾Laboratoire d'écologie végétale - Complexe scientifique de Beaulieu. 35042 Rennes cedex.

⁽²⁾Station biologique de Paimpont. 35380 Plélan-le-Grand.

SUMMARY

(original scientific paper)

FLAMMABILITY AND COMBUSTIBILITY OF MAIN VEGETAL SPECIES OF BRITANNY HEATHLANDS.

Flammability and combustibility of 8 heathland plant species and 2 kinds of litter have been studied in laboratory. This experiment aims to classify the plant species and litters according to their danger in relation to fire. Samples are exposed to the radiation of an epradiator with constant calorific flux. Several parameters are considered: delay of flammability, flame persistence, duration of calcination, height of flames. Flammability tests show that herbaceous species and litters are the most flammable materials. Chamaephytic species of mesophilous heathlands (*Erica ciliaris*, *Ulex minor*) are more flammable than those of dry heathlands (*Erica cinerea*, green parts of *Ulex europaeus*). A fire danger index is then set up in attempting to evaluate the risk induced by each species. This index is then subsequently tested in situ in relation to moisture content of each plant species. This index is generally higher in spring than in summer, confirming that spring is the most critical season for the development of fire in Brittany heathlands. Dry twigs of *Ulex europaeus* are the most dangerous materials especially in spring. The gorse heathlands represent only a major risk when they grow old as they progressively accumulate dry material. In addition some structural characteristics (thickness of leaf, surface/volume ratio) and chemical components (cellulose, lignine, ether extractive components, mineral nutrients, phosphorus) are analysed to explain the plants flammability. Together all these parameters have been demonstrated to explain flammability (e.g. for *Molinia caerulea*). However they play differential roles according to the species: ash and phosphorus contents are determinant for the flammability of dry *Ulex europaeus* and ether extractive components for *Erica cinerea*.

KEY WORDS : Flammability - Combustibility - Heathlands.

RÉSUMÉ

(article original)

L'inflammabilité et la combustibilité de huit espèces végétales et de deux litières de lande sont étudiées au laboratoire. Un indice de danger vis-à-vis du feu est proposé pour rendre compte des risques induits par chaque espèce en fonction de l'évolution de sa teneur en eau sur le terrain. Les valeurs obtenues sont généralement plus élevées au printemps qu'en été. Le printemps est donc bien la période la plus critique pour le développement des incendies de landes en Bretagne, même si les vieilles landes hautes à ajonc d'Europe constituent aussi un risque majeur en été. L'analyse de quelques éléments concernant la structure et la composition chimique des espèces permet d'expliquer leur plus ou moins grande inflammabilité.

MOTS CLÉS : Inflammabilité - Combustibilité - Landes.

INTRODUCTION

Si en Bretagne le nombre d'incendies et les superficies détruites n'atteignent pas ceux des régions méditerranéennes, ce phénomène est cependant loin d'y être négligeable. En moyenne, plus de 1000 hectares brûlent chaque année. Aux années exceptionnellement sèches correspond une recrudescence des incendies (645 incendies détruisirent 7800 ha en 1976), mais les seules données climatiques ne suffisent pas à expliquer le nombre et la répartition des incendies en Bretagne (FORGEARD, 1986). Ainsi que le souligne BLAIS (1974), l'explication du phénomène feu se trouve dans la nature même des groupements végétaux. Les landes bretonnes, qui étaient exploitées jusqu'au début du siècle sont aujourd'hui le plus souvent abandonnées et la végétation peut évoluer vers des formations préforestières plus sensibles au feu.

Nous nous proposons ici d'étudier les propriétés d'inflammabilité et de combustibilité des principales espèces des landes, dans le but de classer ces espèces selon le danger qu'elles représentent vis-à-vis du feu.

Rappelons que « l'inflammabilité est une notion complexe qui doit tenir compte aussi bien de l'aptitude d'un matériau à donner des flammes, que de l'aliment qu'il peut fournir à ces flammes » (Dictionnaire LAROUSSE, 1966). DELABRAZE & VALETTE (1974) et TRABAUD (1976) en limitent volontairement le sens et la définissent comme la facilité avec laquelle un végétal s'enflamme après une exposition à un rayonnement calorifique constant. La combustibilité doit préciser la plus ou moins grande facilité avec laquelle un végétal brûle en dégageant une énergie suffisante pour se consumer ou entraîner l'inflammation des végétaux voisins (DELABRAZE & VALETTE, 1976).

La plupart des auteurs ayant travaillé sur l'inflammabilité et la combustibilité s'accordent pour penser que la teneur en eau du combustible a une influence majeure sur ces paramètres (MUTCH, 1964 ; MONTGOMERY & CHEO, 1969 ; POMPE & VINES, 1966 ; COUNTRYMAN & PHILPOT, 1970 ; FOSBERG & SCHROEDER, 1971 ; NORD & COUNTRYMAN, 1972 ; TRABAUD, 1976 ; GILL *et al.*, 1978).

Notre étude, menée au laboratoire pour différentes teneurs en eau des végétaux, est mise en relation avec les risques encourus *in situ* en fonction de l'évolution de la teneur en eau des espèces végétales sur le terrain. Quelques éléments concernant la structure physique et la composition chimique du combustible sont analysés afin d'expliquer le risque plus ou moins élevé induit par chaque espèce.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

PRÉLÈVEMENT DES ÉCHANTILLONS VÉGÉTAUX

Huit espèces végétales et deux litières ont été testées :

- 2 ajoncs, *Ulex europaeus*, *Ulex minor*,
- 3 bruyères, *Calluna vulgaris*, *Erica cinerea*, *Erica ciliaris*,
- 3 herbacées, *Agrostis curtisii*, *Molinia caerulea*, *Pteridium aquilinum*,
- 2 litières, celle de la lande haute (LH) constituée essentiellement de débris d'*Ulex europaeus*, celle de la lande mésophile (lm) constituée de débris d'*Ulex minor*, *Erica ciliaris* et *Molinia caerulea*.

Dans le cas d'*Ulex europaeus*, deux prélèvements ont été effectués : l'un concerne les rameaux verts, l'autre les rameaux secs. Pour les ajoncs et les bruyères, seules les extrémités des rameaux sont prélevées sur une longueur de 10 à 20 cm. Les espèces herbacées sont prélevées dans leur totalité.

Pour l'étude de l'inflammabilité, les prélèvements ont été effectués en avril et mai 1986. A cette période de l'année, *Pteridium aquilinum* et *Molinia caerulea* sont secs. Une partie de la récolte est testée immédiatement, le reste est laissé à sécher à l'air libre pour être testé ultérieurement à des teneurs en eau plus faibles.

Afin d'établir des relations entre les tests d'inflammabilité réalisés au laboratoire et les risques d'incendie sur le terrain, nous avons suivi pendant un cycle annuel l'évolution de la teneur en eau *in situ* des différentes espèces étudiées. Les échantillons sont prélevés comme indiqué ci-dessus. Les récoltes sont faites entre 13h et 15h et au moins 24 heures après une pluie. Trois échantillons de chaque espèce sont prélevés et ramenés en sacs hermétiquement fermés au laboratoire où ils sont immédiatement pesés. Le poids sec est mesuré après passage à l'étuve (65°C) jusqu'à poids constant. La teneur en eau est exprimée en pourcentage du poids frais de l'échantillon.

DISPOSITIF EXPERIMENTAL

La méthode utilisée est celle préconisée par TRABAUD (1976). Les échantillons sont soumis à la radiation d'un épiradiateur de 500 watts qui émet un flux calorifique constant.

Pour chaque série de tests, le prélèvement végétal est réparti en 8 lots, 3 sont utilisés pour mesurer la teneur en eau, les 5 autres sont passés sous l'épiradiateur. Le matériel végétal est disposé dans 5 nacelles en grillage (10 x 5 x 5 cm). Le matériel ne doit être ni trop tassé, ni trop aéré ; la partie supérieure est coupée au ciseau afin de présenter une surface parfaitement horizontale et ne dépassant pas de la nacelle. Chacune des cinq nacelles contient le même poids de matériel frais. Les échantillons sont toujours disposés à la même distance de l'épiradiateur ; leur partie supérieure est ainsi exposée à une température de 285°C (la cellulose s'enflamme à 260°C).

Un chronomètre est déclenché au moment où l'échantillon est glissé sous l'épiradiateur. Le temps d'apparition des différentes étapes de combustion est noté :

- 1 - noircissement de l'échantillon,
 - 2 - apparition de la fumée,
 - 3 - rougeoiement ou combustion sans flammes,
 - 4 - apparition des flammes,
 - 5 - extinction des flammes
 - 6 - fin de combustion (fin de rougeoiement).
- La hauteur maximale des flammes est mesurée.

L'épiradiateur, monté sur un support mobile, est enlevé rapidement dès que l'échantillon s'enflamme. Si aucune flamme n'est apparue après 10 minutes d'exposition le test est arrêté.

Remarque

Il existe d'autres méthodes d'étude de l'inflammabilité, en particulier celle décrite par VALETTE *et al.* (1979). L'épiradiateur est en position inverse de celle que nous avons utilisée. Le disque chauffant est disposé vers le haut, et les échantillons sont disposés directement sur ce disque. Le temps d'inflammabilité est chronométré à partir du dépôt de l'échantillon. Plus rapide, cette méthode autorise un grand nombre de répétitions. Nous avons comparé ces deux approches pour deux espèces végétales et cinq teneurs en eau. Les coefficients de variation des mesures d'inflammabilité obtenues avec l'une ou l'autre méthode sont toujours élevés (20 à 40 %) et du même ordre de grandeur pour chaque test. Nous avons retenu la méthode de TRABAUD qui donne des renseignements sur l'inflammation, la hauteur de la flamme, sa persistance et la durée de calcination, après suppression de la source de chaleur externe déclenchant l'inflammation. Notre but est d'intégrer tous ces paramètres pour mieux comprendre l'inflammabilité et la combustibilité des espèces testées.

STRUCTURE ET COMPOSITION DU COMBUSTIBLE

L'inflammabilité et la combustibilité dépendent de la structure du combustible et de sa composition chimique. L'étude de ces paramètres est abordée grâce à des méthodes d'analyse décrites précisément par ailleurs (FORGEARD, 1987) et résumées ci-dessous.

■ Structure du combustible :

- épaisseur des feuilles mesurées au 1/10 de mm au compas de JACONSSON ;
- rapport surface / volume pour les épinés d'ajoncs assimilés à un cône ;

■ Composition chimique :

- hémicellulose, cellulose et lignine ; méthode préconisée par VAN SOEST et WINES (1967) ;
- composés extractibles par l'éther ; méthode classique au soxhlet (ASTM, 1956).

- éléments minéraux, dont le phosphore dosé par la méthode de DYER (1894).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

PREMIERS STADES DE LA COMBUSTION

Les premiers stades de la combustion se manifestent par l'apparition de fumées et le noircissement du matériel végétal. Ils correspondent à la libération de vapeur d'eau et du CO₂ incombustible. Aux faibles teneurs en eau, ces deux phénomènes sont souvent simultanés, sauf dans le cas des litières pour lesquelles l'apparition de fumées précède le noircissement.

Le noircissement est d'autant plus précoce que la teneur en eau du matériel est faible. Pour des teneurs en eau de 50 % le noircissement apparaît après :

- 5 à 10 secondes pour les espèces herbacées et la litière de lande mésophile,
- 10 à 15 secondes pour les bruyères et la litière de lande haute,
- 15 à 20 secondes pour les ajoncs.

Ces différences sont sans doute liées à la nature des tissus des différents échantillons.

Le rougeoiement correspond à une combustion sans flamme. Ce stade se maintient tant que « l'insuffisance des gaz combustibles, l'humidité du matériel ou un mélange inadéquat de l'oxygène et des gaz font que la flamme ne peut pas encore apparaître » (TRABAUD, 1976). Le rougeoiement est également fonction de la teneur en eau des végétaux. Dans le cas des bruyères et des ajoncs il apparaît après 50 secondes pour une teneur en eau de 50 %. Pour les litières et les espèces herbacées le délai d'apparition du rougeoiement est plus court même à des teneurs en eau élevées (20 à 30 secondes pour une teneur en eau de 50 %). Les échantillons étant laissés sous l'épiradiateur tant qu'il n'y a pas apparition d'une flamme, certains se consomment par rougeoiement. Les espèces herbacées, *Ulex europaeus* sec et la litière de la lande haute donnent des flammes, même à des teneurs en eau élevées (100 % des échantillons brûlent jusqu'à des teneurs en eau de 50 %). A l'opposé, *Erica cinerea* et *Ulex europaeus* vert peuvent se consumer sans flamme à des teneurs en eau assez faibles (pour des teneurs en eau de 20 à 30 %, les pourcentages d'échantillons consommés par rougeoiement sont respectivement de 20 et 60 %).

INFLAMMABILITÉ

L'inflammabilité correspond au temps mis par l'échantillon pour donner une flamme lorsqu'il est soumis au rayonnement de l'épiradiateur.

TABLEAU I. — Paramètres des équations exprimant le temps d'inflammabilité (I), la durée de calcination (C) et la hauteur de flamme (F) en fonction de la teneur en eau (x) des principales espèces des landes.

n = nombre d'observations ; r² = coefficient de détermination

Coefficients for estimation equations of flammability (I), calcination duration (C) and flame height (F)

according to the moisture content (x) for the main heathland species

n = number of observations, r² = coefficient of determination

	n	TEMPS D'INFLAMMABILITÉ I = a.e ^b			DURÉE DE CALCINATION C = a-bx			HAUTEUR DE FLAMME F = a-bx		
		a	b	r ²	a	b	r ²	a	b	r ²
<i>Ulex europaeus</i> vert	31	22.9	0.045	0.70	236	2.97	0.63	58	0.69	0.79
<i>Ulex europaeus</i> sec	60	11.8	0.049	0.61	165	2.06	0.37	52	0.52	0.52
<i>Ulex minor</i>	39	11.2	0.046	0.79	236	3.75	0.62	51	0.57	0.65
<i>Erica ciliaris</i>	34	13.0	0.045	0.74	294	3.31	0.25	48	0.58	0.79
<i>Erica cinerea</i>	26	28.9	0.036	0.58	270	3.96	0.53	51	0.44	0.73
<i>Calluna vulgaris</i>	28	13.4	0.072	0.76	295	3.65	0.32	53	0.68	0.77
<i>Agrostis curtisii</i>	30	4.4	0.039	0.74	18	0.19	0.22	32	0.20	0.44
<i>Molinia caerulea</i>	49	5.6	0.028	0.59	74	0.97	0.59	44	0.42	0.62
<i>Pteridium aquilinum</i>	45	14.4	0.029	0.17	179	2.50	0.40	34	0.30	0.64
Litière LH	60	7.1	0.040	0.88	333	7.37	0.88	40	0.67	0.83
Litière lm	37	4.4	0.042	0.88	386	6.57	0.85	34	0.42	0.58

TABLEAU II — Classement des principales espèces des landes en ordre décroissant d'inflammabilité en fonction de leur teneur en eau.

Classification of the main heathland species in decreasing order of flammability according to their moisture content

RANG	10 %	20 %	30 %	40 %	50 %
1	<i>Agrostis curtisii</i>	<i>Agrostis curtisii</i>	<i>Molinia caerulea</i>	<i>Molinia caerulea</i>	<i>Molinia caerulea</i>
2	<i>Molinia caerulea</i>	<i>Molinia caerulea</i>	<i>Agrostis curtisii</i>	<i>Agrostis curtisii</i>	<i>Agrostis curtisii</i>
3	Litière lm	Litière lm	Litière lm	Litière lm	Litière lm
4	Litière LH	Litière LH	Litière LH	Litière LH	Litière LH
5	<i>Ulex minor</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>
6	<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Ulex minor</i>	<i>Ulex minor</i>	<i>Ulex minor</i>	<i>Erica ciliaris</i>
7	<i>Ulex europaeus</i> sec	<i>Ulex europaeus</i> sec	<i>Ulex europaeus</i> sec	<i>Erica ciliaris</i>	<i>Ulex minor</i>
8	<i>Erica ciliaris</i>	<i>Erica ciliaris</i>	<i>Erica ciliaris</i>	<i>Ulex europaeus</i> sec	<i>Ulex europaeus</i> sec
9	<i>Calluna vulgaris</i>	<i>Calluna vulgaris</i>	<i>Erica cinerea</i>	<i>Erica cinerea</i>	<i>Erica cinerea</i>
10	<i>Ulex europaeus</i> vert	<i>Ulex europaeus</i> vert	<i>Ulex europaeus</i> vert	<i>Ulex europaeus</i> vert	<i>Ulex europaeus</i> vert
11	<i>Erica cinerea</i>	<i>Erica cinerea</i>	<i>Calluna vulgaris</i>	<i>Calluna vulgaris</i>	<i>Calluna vulgaris</i>

Les résultats obtenus sont présentés sur la figure 1. Nous avons cherché à ajuster un modèle théorique à nos données (TAB. I). Divers ajustements ont été testés. Nous avons retenu l'ajustement selon la fonction exponentielle $y = a.e^{bx}$ qui dans tous les cas est significatif (au seuil de 99 %). Les courbes en trait plein représentent les valeurs obtenues selon ce modèle. Elles reflètent bien l'ensemble des observations mais il ne faut pas sous-estimer les limites de cette démarche, liées à la forte variabilité des données et à la non prise en compte des échantillons qui

n'ont pas brûlé. Nous n'avons pas trouvé de modèle permettant d'intégrer le nombre d'échantillons qui ne s'enflamment pas (ils sont reportés sur la FIG. 1). L'examen des résultats montre que :

- le temps d'inflammabilité augmente avec la teneur en eau et lorsque celle-ci dépasse 50 % la majorité des échantillons ne donnent pas de flammes

- ce temps est court pour les espèces herbacées et les litières même pour des teneurs en eau assez élevées (40 à 50 secondes à 50 %),

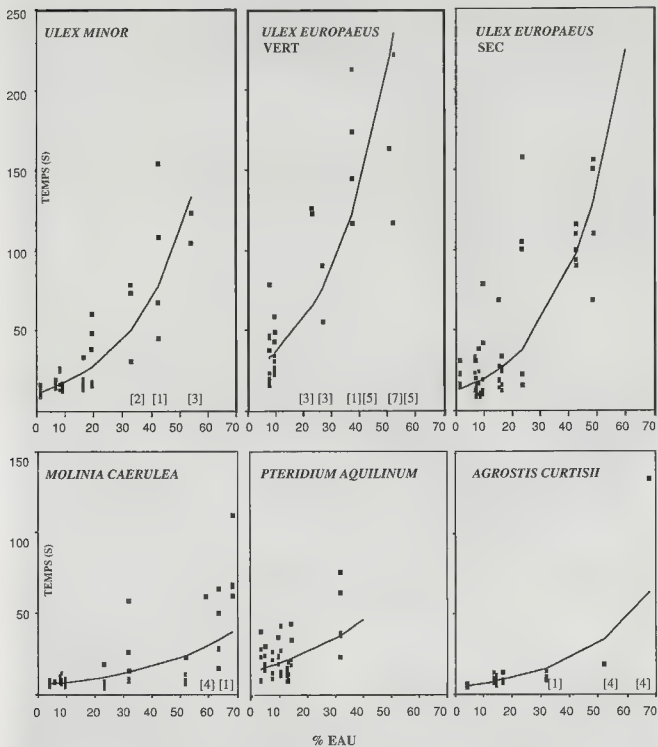


FIG. 1 a. — Temps d'inflammabilité des principales espèces des landes en fonction de leur teneur en eau ,
points observés et courbes théoriques calculées ;
les chiffres entre crochets [] indiquent le nombre d'échantillons n'ayant pas donné de flammes

Time offiammability of the main heathland species according to their moisture content ;
observations and calculated curves ; numbers in square brackets correspond to samples without flame

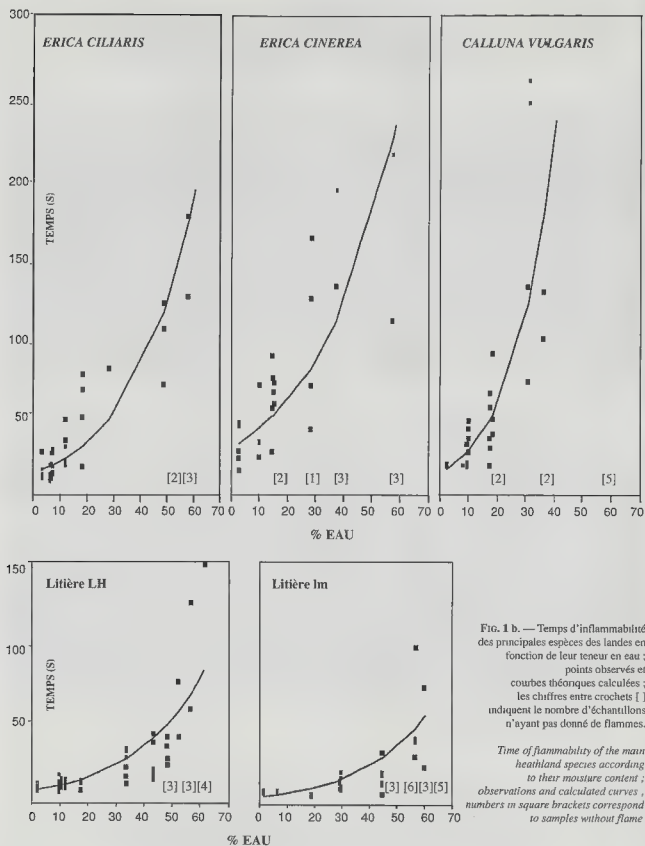


FIG. 1 b. — Temps d'inflammabilité des principales espèces des landes en fonction de leur teneur en eau ; points observés et courbes théoriques calculées ; les chiffres entre crochets [] indiquent le nombre d'échantillons n'ayant pas donné de flammes.

Time of inflammability of the main heathland species according to their moisture content ; observations and calculated curves , numbers in square brackets correspond to samples without flame

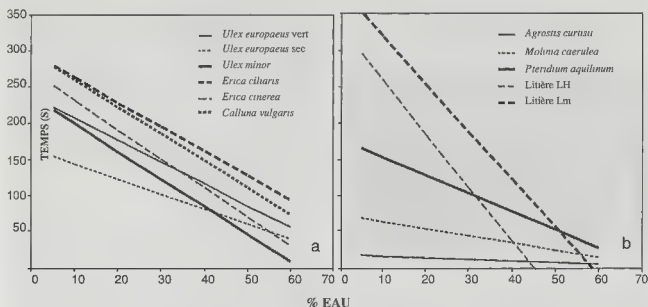


FIG. 2, a et b — Relation entre la durée de calcination et la teneur en eau pour les principales espèces des landes
Relationship between calcination duration and moisture content for the main heathland species

- il reste court pour *Ulex europaeus* vert, *Calluna vulgaris* et *Erica cinerea* aux faibles teneurs en eau, mais augmente rapidement aux fortes teneurs (200 secondes à 50 %),
- pour *Ulex minor*, *Ulex europaeus* sec et *Erica ciliaris*, ce temps est intermédiaire entre les deux groupes précédents (100 à 130 secondes à 50 %).

Pour préciser ce classement, nous avons estimé le temps d'inflammation des différentes espèces pour des teneurs en eau de 10, 20, 30, 40, 50 %. Dans les conditions naturelles les teneurs en eau minimales peuvent être voisines de 10 % (FIG. 4). Les espèces sont ensuite classées en ordre décroissant d'inflammabilité (TAB. II). L'inflammabilité relative des espèces les unes par rapport aux autres varie selon la teneur en eau. A toutes les teneurs en eau testées *Molinia caerulea* est très inflammable. C'est également le cas d'*Agrostis curtisii* qui brûle toujours très rapidement ; cependant au-delà de 50 % de teneur en eau, 80 % des échantillons de cette espèce ne s'enflamment plus. Les espèces les moins inflammables sont *Erica cinerea* aux faibles teneurs en eau et *Calluna vulgaris* au-delà de 20 %.

L'intérêt de suivre l'évolution de la teneur en eau des principales espèces de la lande *in situ* apparaît donc ici. Elle détermine la plus ou moins grande sensibilité de chaque type de lande aux incendies à une période donnée.

Afin de synthétiser ces résultats, nous avons attribué une note à chaque espèce, en additionnant leur rang aux cinq teneurs en eau proposées. La valeur de cette note permet de situer globalement l'inflammabilité des espèces les unes par rapport aux autres. La note la plus faible détermine l'espèce la plus inflammable.

Nous distinguons ainsi trois classes d'inflammabilité (espèces très, moyennement, peu inflammables), les limites entre ces classes étant choisies de façon arbitraire :

- très inflammables	
<i>Molinia caerulea</i>	7
<i>Agrostis curtisii</i>	8
litière de lande mésophile	15
litière de lande haute	20
<i>Pteridium aquilinum</i>	26
- moyennement inflammables	
<i>Ulex minor</i>	30
<i>Erica ciliaris</i>	37
<i>Ulex europaeus</i> sec	37
- peu inflammables	
<i>Erica cinerea</i>	49
<i>Ulex europaeus</i> vert	50
<i>Calluna vulgaris</i>	51

L'inflammabilité étant liée à la déshydratation du matériel soumis à une source de chaleur, on peut penser que les espèces qui se déshydratent facilement en conditions naturelles seront les espèces les plus inflammables. Ceci se vérifie pour les bruyères : la plus inflammable, *Erica ciliaris*, se déshydrate plus rapidement qu'*Erica cinerea* (GLOAGUEN, 1984). Remarquons que les espèces de la lande mésophile (*Erica ciliaris* et *Ulex minor*) sont plus inflammables que les espèces de la lande sèche (*Erica cinerea* et *Ulex europaeus*).

Ce classement présente des analogies avec les résultats de TRABAUD (1976) sur les principales espèces de gar-

TABLEAU III. — Classement des principales espèces de la lande en fonction du temps de persistance de la flamme, pour deux classes de teneur en eau.

Classification of the main heathland species according to the flame persistence for two classes of moisture content

RANG	TENEUR DE 20 À 30 %	RANG	TENEUR DE 40 À 50 %
1	<i>Ulex minor</i>	1	<i>Ulex europaeus</i> sec
2	<i>Ulex europaeus</i> vert	2	<i>Calluna vulgaris</i>
3	<i>Ulex europaeus</i> sec	3	<i>Erica ciliaris</i>
4	<i>Calluna vulgaris</i>	4	<i>Ulex minor</i>
5	<i>Erica ciliaris</i>	5	<i>Molinia caerulea</i> , <i>Erica cinerea</i> , <i>Ulex europaeus</i> vert, <i>Agrostis curtisii</i>
6	<i>Pteridium aquilinum</i>		<i>Pteridium aquilinum</i>
7	<i>Erica cinerea</i> , <i>Molinia caerulea</i>	9	
9	<i>Agrostis curtisii</i>	10	Litière LH
10	Litière LH	11	Litière lm
11	Litière lm		

rigues de la région méditerranéenne. Il note que les litières constituent le premier aliment du feu ; les graminées sont ensuite les plus inflammables ; puis viennent des espèces chamaephytiques. Notons que *Calluna vulgaris*, considérée comme relativement peu inflammable dans le contexte des landes bretonnes est classée par VALETTE *et al.* (1979) parmi les espèces les plus inflammables de la Provence.

COMBUSTIBILITE

Persistance de la flamme

Le temps de persistance de la flamme est un critère important car, plus un matériel brûle longtemps, plus il risque d'enflammer le matériel voisin.

La plus longue durée de maintien de la flamme (> 150 s) s'observe pour les litières aux faibles teneurs en eau. Pour ce matériel mort, la persistance de la flamme diminue rapidement lorsque la teneur en eau augmente et la combustion devient partielle. Pour les espèces végétales, lorsque le matériel est très sec (teneur en eau < 10 %) il brûle entièrement et rapidement (40 à 50 secondes quelle que soit l'espèce). Lorsque l'humidité augmente, et ce jusqu'à un seuil variable selon les espèces, le matériel brûle moins bien et la flamme se maintient plus longtemps (de 45 secondes pour *Agrostis curtisii* à 115 secondes pour *Ulex minor*).

La persistance de la flamme est maximale pour des teneurs d'environ :

- 10 % pour les espèces herbacées,
- 15 % pour *Ulex europaeus* sec et *Erica cinerea*,
- 25 % pour *Ulex minor*, *Ulex europaeus* vert,

Calluna vulgaris et *Erica ciliaris*.

Au-delà de ces valeurs la durée de la flamme diminue lorsque la teneur en eau augmente, et l'échantillon ne brûle plus entièrement.

Le classement des espèces en fonction du temps de persistance de la flamme est présenté pour deux classes

de teneurs en eau dans le tableau III. De 20 à 30 %, la flamme se maintient longtemps pour les ajoncs, puis viennent les bruyères à l'exception d'*Erica cinerea* qui, comme les espèces herbacées, entretient peu la flamme. De 40 à 50 %, *Ulex europaeus* sec est l'espèce qui induit le risque le plus élevé, puis vient un groupe comprenant les espèces caractéristiques de la lande mésophile (*Erica ciliaris* et *Ulex minor*). Les autres espèces se différencient peu les unes des autres, sauf *Pteridium aquilinum* et les litières qui entretiennent nettement moins longtemps la flamme.

Durée de calcination

La durée de calcination est le temps écoulé entre l'extinction des flammes et la fin de combustion (les échantillons qui se sont calcinés sans donner de flammes n'ont pas été pris en compte). Ce critère est intéressant car, tant que des braises persistent, des conditions météorologiques propices, en particulier le vent, peuvent attirer les points en ignition et propager le feu.

Une régression linéaire (FIG. 2 et TAB. I) est établie entre la durée de calcination des échantillons et leur teneur en eau. Pour toutes les espèces étudiées, elle est significative au seuil de 99 % sauf pour *Agrostis curtisii* (significative à 95 %). En utilisant les mêmes classes d'humidité que précédemment, le classement en ordre décroissant du temps de calcination est présenté sur le tableau IV. Les braises persistent plus longtemps chez les bruyères, en particulier *Erica ciliaris* et *Calluna vulgaris* qui sont donc les plus propices à la propagation du feu. A l'opposé, les deux graminées étudiées donnent moins de braises. La position des litières dans ce classement est très variable selon la teneur en eau considérée. Pour une teneur en eau de 20-30 %, la litière de lande mésophile représente un risque très important.

TABLEAU IV. — Classement des principales espèces des landes en fonction du temps de calcination, pour deux classes de teneur en eau
Classification of the main heathland species according to the calcination duration for two classes of moisture content

RANG	TENEUR DE 20 À 30 %	RANG	TENEUR DE 40 À 50 %
1	Litière lm	1	<i>Erica ciliaris</i>
2	<i>Erica ciliaris</i>	2	<i>Calluna vulgaris</i>
3	<i>Calluna vulgaris</i>	3	<i>Ulex europaeus</i> vert
4	<i>Erica cinerea</i>	4	Litière lm
5	<i>Ulex europaeus</i> vert	5	<i>Erica cinerea</i>
6	Litière LH	6	<i>Ulex europaeus</i> sec
7	<i>Ulex minor</i>	7	<i>Pteridium aquilinum</i>
8	<i>Pteridium aquilinum</i>	8	<i>Ulex minor</i>
9	<i>Ulex europaeus</i> sec	9	<i>Molinia caerulea</i>
10	<i>Molinia caerulea</i>	10	Litière LH
11	<i>Agrostis curtisii</i>	11	<i>Agrostis curtisii</i>

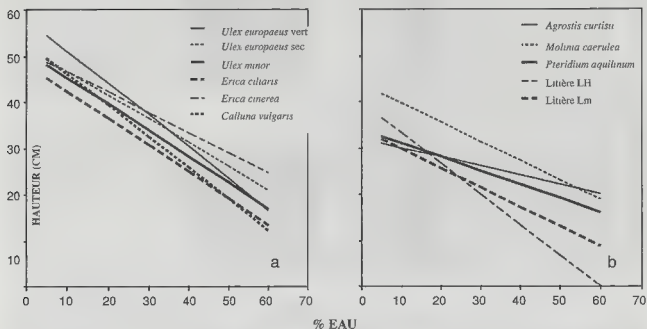


FIG. 3, a et b. — Relation entre la hauteur des flammes et la teneur en eau pour les principales espèces des landes

Relationship between flame height and moisture content for the main heathland species.

TABLEAU V. — Comparaison des hauteurs de flammes calculées et observées dans quelques feux de landes

Comparison of calculated and observed flame height for some heathland fires

TYPE DE LANDE	HAUTEUR MOYENNE DE LA VÉGÉTATION (cm)	TENEUR EN EAU DE LA VÉGÉTATION (%)	HAUTEUR DES FLAMMES CALCULÉE OBSERVÉE (m) (m)	
Lande haute	90	45	5	5-6
Lande haute	150	30	11	10
Lande haute	150	40	9.5	8-10
Lande mésophile	40-50	45	2-2.5	2-3
Lande mésophile	40	35	2.5	2-3
Lande sèche	40-60	50	1.5-2.5	2

Hauteur des flammes

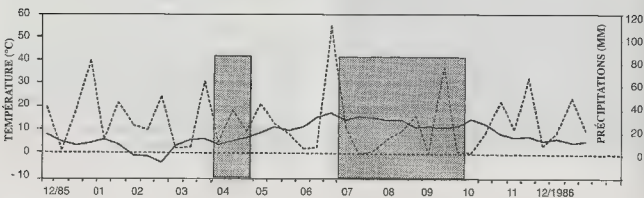
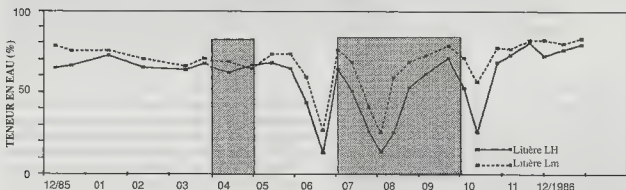
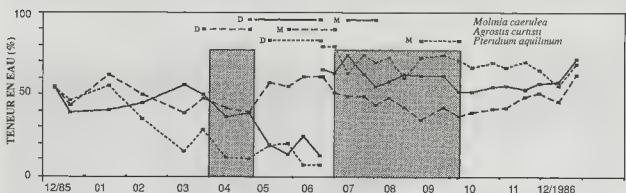
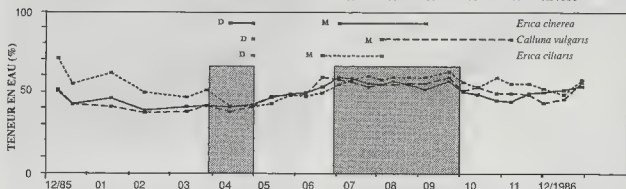
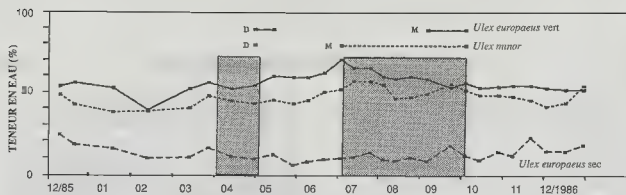
La hauteur des flammes est un paramètre important pour la propagation du feu. Lorsque la lande occupe un sous-bois de pins, ce qui est fréquent en Bretagne, de hautes flammes peuvent transmettre l'incendie à la strate arborescente.

Une régression linéaire (FIG. 3 et TABL. I) a été déterminée entre la hauteur des flammes et la teneur en eau du matériel. Pour toutes les espèces testées elle est significative (au seuil de 99 %). La hauteur des flammes diminue lorsque la teneur en eau augmente. Ce sont les espèces des landes sèches (*Ulex europaeus* et *Erica cinerea*) qui donnent les flammes les plus hautes.

Dans les conditions naturelles la hauteur des flammes dépend de la structure de la végétation mais aussi de la nature du combustible et de sa teneur en eau. Dans notre expérience l'échantillon n'est pas représentatif de la struc-

ture naturelle. Cependant si on cherche une relation entre la nature du combustible et la hauteur des flammes on peut utiliser ces résultats expérimentaux pour estimer la hauteur des flammes d'un incendie de lande, en tenant compte de la hauteur moyenne de la végétation et de la teneur en eau des principales espèces.

A titre d'exemple, *Ulex europaeus* vert donne à 10 % de teneur en eau une hauteur de flamme (50 cm) égale à 10 fois la hauteur de l'échantillon traité (5 cm). Si on utilise ce type de relation dans le cas de feux contrôlés réalisés en 1985 (FORGEARD, 1987), les valeurs calculées sont proches des valeurs observées *in situ* (TAB. V). La possibilité d'estimer la hauteur des flammes peut être intéressante pour mieux utiliser le feu dans des brûlages dirigés, comme cela a été étudié dans le midi de la France par RIGOLOTT (1986).



ÉVOLUTION DE LA TENEUR EN EAU DES PRINCIPALES ESPÈCES DES LANDES *IN SITU*

Afin d'établir des relations entre les tests d'inflammabilité réalisés au laboratoire et les risques d'incendie sur le terrain, nous avons suivi la teneur en eau *in situ* des différentes espèces testées (Fig. 4).

Bruyères

Les bruyères étudiées ont des teneurs en eau très proches les unes des autres à partir du mois d'avril alors que pendant la période hivernale et au début du printemps *Erica ciliaris* présente une teneur nettement supérieure à celles d'*Erica cinerea* et de *Calluna vulgaris*. Les teneurs en eau des bruyères ont des valeurs minimales en avril et maximales en été.

Ajoncs

Minimales entre janvier et mars, les teneurs en eau des ajoncs sont encore faibles en avril et deviennent maximales en été. La teneur en eau des rameaux secs d'*Ulex europaeus* varie peu au cours de l'année et oscille entre 10 et 20 %.

Les variations de teneur en eau des chamaephytes étudiés sont liées à la phénologie de ces espèces. Le début de leur croissance se situe à la fin du mois d'avril et les jeunes rameaux riches en eau se développent à partir de cette date (FORGEARD, 1977).

Espèces herbacées

L'évolution de leur teneur en eau est également fonction de leur phénologie. Ceci est particulièrement net pour *Molinia caerulea* et *Pteridium aquilinum* dont les jeunes pousses apparaissent en mai-juin alors que les derniers limbes jaunes et les dernières frondes sèches disparaissent. *Agrostis curtisii* présente un mélange de feuilles vertes et de feuilles sèches tout au long de l'année. Comme pour les bruyères et les ajoncs, les teneurs en eau des espèces herbacées sont faibles en avril et beaucoup plus élevées en été.

Litières

Si la teneur en eau des principales espèces des landes est essentiellement liée à leur phénologie, celle des litières est relativement stable au cours de l'hiver et du printemps (70 %) et varie fortement en fonction des conditions climatiques au cours de l'été et de l'automne. Après des périodes sèches, la teneur en eau de la litière de lande haute est voisine de 10 % (comme les rameaux secs d'*Ulex*

TABLEAU VI. — Valeur de l'IDF (Indice de Danger vis-à-vis du Feu) des principales espèces des landes au cours du mois d'avril et de l'été.

x % = teneur en eau (pourcentage du poids frais)

IDF value of the main heathland species in April and during summer

x % = moisture content (percentage of fresh weight)

	AVRIL		ÉTÉ	
	x %	IDF	x %	IDF
<i>Ulex europaeus</i> vert	50-60	3	50-70	2
<i>Ulex europaeus</i> sec	10	211	10-20	137
<i>Ulex minor</i>	40-50	12	40-60	6
<i>Erica ciliaris</i>	40-50	19	60	3
<i>Calluna vulgaris</i>	30-40	19	50-60	3
<i>Erica cinerea</i>	40	19	50-60	3
<i>Molinia caerulea</i>	30-50	33	50-70	4
<i>Pteridium aquilinum</i>	10-20	155	60-80	< 1
<i>Agrostis curtisii</i>	40-50	8	30-50	13
Litière LH	60	< 1	10-30	137
Litière lm	70	1	20-40	79

europaeus), celle de la lande mésophile est un peu plus élevée (20 %). C'est au cours de ces périodes que les incendies risquent de détruire la couche superficielle du sol.

DÉTERMINATION D'UN INDICE DE RISQUE

Nous avons exposé l'importance de chacun des critères d'inflammabilité et de combustibilité dans le départ du feu et dans sa propagation, et proposé pour chacun d'eux un classement des espèces en fonction de la teneur en eau. Si au laboratoire nous pouvons analyser séparément ces critères, il est évident que sur le terrain, le développement du feu dépendra de leur ensemble. C'est pourquoi nous avons conçu un indice de danger de feu (IDF), calculé à partir des quatre critères : délai d'inflammation (I, en secondes), persistance de la flamme (P, en secondes), durée de calcination (C, en secondes) et hauteur de la flamme (F, en mètres). La valeur du délai d'inflammation (I) est multipliée par deux afin de donner plus de poids à ce critère déterminant.

$$IDF = \frac{P + C}{2I} \times F \times 100$$

Plus le coefficient est élevé, plus le risque d'incendie est grand. Ainsi, une faible valeur du délai d'inflammation (I), associée à de fortes valeurs de la persistance de la flamme (P) et de la durée de calcination (C) induit un

FIG. 4 — Évolution de la teneur en eau des principales espèces des landes *in situ*.

(D = début de croissance; M = maximum de croissance). En gris : périodes critiques pour les incendies.

Evolution of moisture content of the main heathland species *in situ*.

(D = beginning of growth; M = maximum of growth). In grey : crucial periods for the development of fire

TABLEAU VII — Structure et composition chimique de quelques espèces des landes.

Structural characteristics and chemical composition of some heathland species

* s = surface / volume des épinettes. Surface / volume ratio for thorns

e = épaisseur des feuilles (mm $\pm$ erreur standard en % de la moyenne). Leaf thickness (mm $\pm$ standard error as a percentage of the mean).(pour *Calluna vulgaris* la première valeur correspond à la mesure des feuilles, la deuxième à celle des rameaux). (for *Calluna vulgaris* first value = leaf thickness, second value = branch thickness)

** toutes les teneurs sont exprimées en pourcentage du poids sec. Contents as a percentage of the dry weight ;

(x) = pourcentage de chaque catégorie par rapport au total (hémicellulose + cellulose + lignine) Percentage of the total (hemicellulose + cellulose + lignine)

CEE = composés extractibles par l'éther Ether extractive content

El m = éléments minéraux (Na + K + Ca + Mg + Mn + Cu). Mineral nutrients (Na + K + Ca + Mg + Mn + Cu)

P = Phosphore. Phosphorus

ESPECES	STRUCTURE S O L E	HÉMI- CELLULOSE	CELLULOSE	LIGNINE	CEE	EL.M.	P
	*	**	**	**			
<i>Ulex europaeus</i> vert	s = 6.17	12.61 (23)	24.12 (44)	18.42 (33)	4.95	1.23	0.071
<i>Ulex europaeus</i> sec		12.40 (20)	20.71 (34)	27.62 (45)	5.60	0.48	0.015
<i>Ulex minor</i>	s = 10.25	13.28 (23)	26.16 (45)	18.19 (32)	6.96	1.18	0.056
<i>Erica ciliaris</i>	e = 0.15 $\pm$ 3.30 %	8.57 (16)	19.36 (36)	25.57 (48)	15.04	1.33	0.024
<i>Erica cinerea</i>	e = 0.26 $\pm$ 4.72 %	8.34 (18)	13.97 (31)	22.64 (50)	15.33	1.63	0.070
<i>Calluna vulgaris</i>	e = 0.14 $\pm$ 4.55 % e = 0.24 $\pm$ 4.11 %	8.96 (19)	18.36 (38)	20.79 (43)	14.27	1.31	0.077
<i>Agrostis curtisii</i>	e = 0.17 $\pm$ 4.44 %	26.81 (47)	26.39 (46)	3.95 (7)	3.62	0.26	0.040
<i>Molinia caerulea</i>	e = 0.12 $\pm$ 3.82 %	28.53 (48)	27.26 (45)	4.27 (7)	4.48	0.56	0.022
<i>Pteridium aquilinum</i>	e = 0.18 $\pm$ 4.13 %	6.71 (15)	19.74 (45)	17.60 (40)	3.95	0.52	0.027
Litière LH		14.99 (15)	54.53 (54)	31.74 (31)	3.10	0.58	0.029
Litière lin		14.36 (14)	55.94 (55)	31.70 (31)	2.30	0.74	0.043

indice élevé, d'autant plus que la hauteur de la flamme (F) est importante.

L'étude de la fréquence des incendies de lande en Bretagne (FORGEARD, 1986) met en évidence deux périodes sensibles, au mois d'avril et entre juillet et septembre. Pour ces périodes critiques nous avons recherché les espèces sensibles en calculant leur IDF en fonction de leur teneur en eau *in situ* (TAB. VI).

Au printemps comme en été, *Ulex europaeus* sec présente le plus grand danger vis-à-vis du feu. La litière de la lande haute, formée essentiellement de rameaux d'ajoncs secs, induit le même risque d'incendie en été, mais en avril, cette litière ne présente pratiquement aucun danger. L'IDF de *Pteridium aquilinum* en avril traduit aussi un risque très important. Les IDF sont, en général, plus élevés en avril qu'en été. Le printemps est donc bien la période la plus critique pour le développement des incendies en Bretagne.

Ulex europaeus, et par conséquent les landes à ajoncs, ne représentent un danger d'incendie que lorsqu'elles accumulent des rameaux secs, c'est à dire quand elles

vieillissent. *Ulex europaeus* vert a un IDF faible. Les landes à ajoncs jeunes comportant une forte proportion d'éléments verts ne constituent pas une formation végétale à haut risque. C'est lorsque les individus atteignent 4 à 5 ans d'âge que le pourcentage de production annuelle de cette espèce (quantité de matière produite dans l'année / quantité de matière accumulée depuis le début du développement $\times$ 100) devient inférieur à 50 % (FORGEARD, 1977). Pour réduire les risques d'incendie ces landes devraient donc être régulièrement entretenues de façon à limiter le développement de cette espèce.

Les ptéridaies et les faciès à fougère des landes mésophiles représentent un risque important d'incendie à la fin de chaque hiver. *Pteridium aquilinum*, qualifiée parfois de pyrophyte, a un développement qui peut être favorisé par le feu. *Molinia caerulea* a en avril un IDF de 33 qui atteint 351 à la fin du mois de mai. Les faciès à molinie des landes mésophiles ou mésohygrophiles constituent donc aussi des formations à risque à la fin du printemps. Pour la litière de lande mésophile la période la plus dangereuse est l'été.

ÉTUDE DE QUELQUES FACTEURS INFLUENCANT L'INFLAMMABILITÉ ET LA COMBUSTIBILITÉ

Les principaux résultats concernant la structure et la composition chimique des espèces étudiées sont notés dans le tableau VII.

Structure du combustible

Les feuilles d'*Erica ciliaris* sont significativement plus fines que celles d'*Erica cinerea*. Or, *E. ciliaris* est la bruyère la plus inflammable. Les deux autres espèces (*E. cinerea*, *Calluna vulgaris*), moins inflammables, ont des épaisseurs (feuilles et rameaux) peu différentes. L'épaisseur des feuilles joue donc vraisemblablement un rôle dans l'inflammabilité, comme l'ont montré MONTGOMERY & CHEO (1971) sur des espèces du chaparral. Les petits poils qui couvrent les feuilles et les rameaux d'*E. ciliaris* favorisent sans doute son inflammabilité.

Molinia caerulea qui est plus inflammable que *Pteridium aquilinum* possède des limbes plus fins que les frondes de la fougère. Par contre *Agrostis curtisii* dont les caractères d'inflammabilité sont proches de ceux de *M. caerulea* a une épaisseur qui devrait plutôt la rapprocher de la fougère. D'autres critères doivent être évoqués pour expliquer l'inflammabilité plus rapide d'*A. curtisii* par rapport à *P. aquilinum*.

Pour *Ulex minor* le rapport « s » est plus grand que celui d'*Ulex europaeus*. Cette différence peut contribuer à expliquer l'inflammabilité plus précoce du premier. En effet, MAC ARTHUR (1967), BROWN (1970), COUNTRYMAN & PHILPOT (1970) ont montré qu'un végétal est d'autant plus inflammable que ce rapport est élevé.

Les espèces qui conservent dans leur charpente des éléments secs présentent de plus grands risques d'inflammabilité (VALETTE *et al.* 1979 ; ROTHERMEL & PHILPOT, 1973). C'est le cas d'*E. ciliaris* dont les feuilles sèches se maintiennent sur les rameaux beaucoup plus longtemps que celles d'*E. cinerea*, et d'*U. minor* dont la proportion d'épines ayant plus d'un an est plus importante que chez *U. europaeus* (FORGEARD, 1977 ; GLOAGUEN, 1984).

Composition chimique du combustible

Hémicellulose, cellulose, lignine. — Les nombreux travaux effectués sur la pyrolyse et la combustion des matériaux celluloseux ont montré que la fraction ligneuse est thermiquement plus stable (SHAFIZADEH, 1968 ; PHILPOT, 1970 ; SHAFIZADEH & GINNIS, 1971 ; SUSOTT, 1980). La cellulose s'enflamme plus vite que la lignine. A 400°C la lignine ne perd que 30 % de son poids alors que la cellulose et les hémicelluloses en perdent environ 90 %.

Les bruyères et l'ajonc d'Europe sec sont pauvres en cellulose et en hémicellulose et riches en lignine par rapport à la composition moyenne d'un combustible végétal donnée par PHILPOT (1970) : cellulose 42 % -

hémicellulose 25 % - lignine 33 %. *Ulex europaeus* vert et *Ulex minor* correspondent à cette composition moyenne. Les deux graminées étudiées sont logiquement pauvres en lignine, alors que *Pteridium aquilinum* est caractérisée par une faible teneur en hémicellulose et une teneur en lignine assez forte.

En comparant les résultats dans chaque groupe d'espèces (ajoncs, bruyères, herbacées) il apparaît que celles qui s'enflamment le plus vite ont les teneurs en cellulose les plus élevées : *U. minor* s'enflamme plus vite que *U. europaeus*, *E. ciliaris* s'enflamme plus vite que les autres bruyères, *M. caerulea* et *A. curtisii* s'enflamment plus vite que *P. aquilinum*. Les litières, particulièrement riches en cellulose (> 50 %) s'enflamment rapidement.

Cette composition contribue donc à expliquer la plus ou moins grande inflammabilité des espèces végétales de la lande.

Composés extractibles par l'éther. — Ces substances sont complexes et généralement désignées en fonction de la méthode d'extraction utilisée (« ether-extractives, benzène-ethanol extractives, total-extractives »). Ce sont surtout les composés extractibles par l'éther qui ont été étudiés. Ils comprennent les terpènes, les graisses, les cires, les huiles (MONTGOMERY, 1976 ; MAK, 1982). Ils ont un rôle important à la fois dans le déclenchement de la combustion à basse température (< 300°C) et dans l'intensité du feu à haute température (MONTGOMERY, 1976 ; SHAFIZADEH *et al.* 1977 ; SUSOTT, 1980). La concentration des végétaux en substances extraites par l'éther varie au cours de l'année. Elle est souvent maximale en automne (PHILPOT, 1969a, 1969b ; HOUGH, 1973 ; RUNDEL, 1981).

Les teneurs en composés extractibles par l'éther des principales espèces des landes ont été effectuées sur des échantillons prélevés en début d'automne. Les teneurs varient de 2,3 % pour la litière de lande mésophile à 15,3 % pour *Erica cinerea*. Trois groupes peuvent être distingués (TAB. VII) :

- les litières et espèces herbacées qui ont des teneurs très faibles (< 5 %),
- les ajoncs qui ont des teneurs de 5 à 7 % ,
- les bruyères qui ont des teneurs plus élevées, de 14 à 15 % .

Ces valeurs correspondent à celles trouvées en général chez les végétaux (PHILPOT, 1969a, 1969b ; SHAFIZADEH *et al.* 1977 ; MAK, 1982). Suivant la classification de MONTGOMERY, (1976) qui distingue parmi les espèces méditerranéennes les espèces non aromatiques (teneurs de 2 à 11 %) des espèces aromatiques (teneurs de 15 à 28 %), seules les bruyères des landes bretonnes se rapprochent des espèces aromatiques.

Ce facteur ne semble pas déterminant dans l'inflammabilité des espèces de la lande, puisque les litières et les

herbacées qui s'enflamment vite présentent les plus faibles teneurs et que *Erica cinerea* et *Calluna vulgaris* qui s'enflamment plus lentement ont des fortes teneurs. Cependant certains auteurs (PHILPOT, 1969a, 1969b ; PHILPOT & MUTCH, 1971 ; SUSOT, 1980 ; MONTGOMERY, 1976 ; RUNDEL, 1981 ; DICKINSON & KIRKPATRICK, 1985) notent que les substances extractibles ont un rôle particulièrement important dans le déclenchement de la flamme. Il est possible aussi, comme le notent KING & VINES (1969), que ces composés influent sur la combustion et non pas sur l'inflammabilité. Selon MONTGOMERY, (1976) les fortes teneurs en composés extractibles par l'éther augmentent la hauteur de la flamme et sa durée et diminuent le délai d'inflammation, le temps de combustion sans flammes et la température de combustion. Or, nous pouvons noter que *Molinia caerulea*, qui a une teneur plus élevée que les autres herbacées donne des flammes plus hautes ; c'est le cas également d'*Erica cinerea* par rapport aux autres bruyères. Par ailleurs *Ulex minor* qui s'enflamme plus vite que *Ulex europaeus* a une teneur en composés extractibles par l'éther plus élevée.

Ce facteur, a sans doute un rôle dans l'inflammabilité et la combustibilité des espèces de la lande, mais ce rôle ne semble pas primordial et ne pas intervenir de la même façon pour chacune des espèces étudiées.

Éléments minéraux. — Les travaux sur la pyrolyse de la cellulose contaminée par des composés inorganiques ont mis en évidence le rôle de ces éléments sur l'inflammabilité (SHAFIZADEH, 1968 ; NORD &

COUNTRYMAN, 1972 ; BROID & NELSON, 1964 ; SHAFIZADEH *et al.*, 1975). Les teneurs élevées en cendres favorisent la combustion sans flammes, le matériel charbonne (MONTGOMERY & CHEO, 1969). La silice ne semble pas avoir de rôle dans ces phénomènes (MUTCH & PHILPOT, 1970) mais les composés inorganiques sans silice auraient un effet catalytique qui inhiberait la formation des composés volatils (SHAFIZADEH, 1968).

Les espèces de la lande sont pauvres en éléments minéraux (< 2 %), mais les teneurs en cendre provoquant les plus grands changements dans les propriétés pyrolytiques se situaient entre 0,01 et 5 % (BROID & NELSON, 1964 ; TANG & NEIL, 1964 ; WASEL & FRIEDMAN, 1965 ; PHILPOT, 1970 ; RUNDEL, 1981). Pour les espèces que nous avons étudiées, ce facteur peut donc être important. Les espèces herbacées et les litières, qui s'enflamment vite, ont des teneurs en éléments minéraux faibles par rapport aux chamaephytes verts (TAB. VII). *Erica cinerea* qui s'enflamme difficilement a la plus forte teneur en éléments minéraux totaux des espèces étudiées ici.

Le contenu en phosphore altérerait particulièrement l'inflammabilité du matériel végétal (PHILPOT, 1970 ; GEORGES *et al.*, 1978). *Erica cinerea*, *Calluna vulgaris* et *Ulex europaeus* vert qui s'enflamment difficilement ont des teneurs en phosphore supérieures à celles des autres espèces étudiées. Cependant MAK (1982) pense que lorsque le phosphore a d'assez faibles concentrations son effet sur l'inflammabilité est limité. Notons que les polyphosphates d'ammonium sont les produits retardants du feu les plus largement utilisés

TABLEAU VIII. — Estimation des causes de l'inflammabilité par groupes d'espèces (herbacées, bruyères, ajoncs) en fonction de facteurs favorables (+), plus ou moins favorables (±) et moins favorables (-)

Estimation of flammability causes depending on vegetal species and several factors considered as more (+), less (-) and more or less (±) favourable

ESPECES	MORPHOLOGIE	TENEUR EN CELLULOSE	TENEUR EN CEE	TENEUR EN CENDRES	TENEUR EN PHOSPHORE	+	±	-
<i>Molinia caerulea</i>	+	+	+	±	+	4	1	0
<i>Agrostis curtisii</i>	±	±	-	+	-	1	2	2
<i>Pteridium aquilinum</i>	-	-	±	±	±	0	3	2
<i>Erica ciliaris</i>	+	+	±	±	+	3	2	0
<i>Erica cinerea</i>	-	-	+	-	±	1	1	3
<i>Calluna vulgaris</i>	±	±	-	±	-	0	3	2
<i>Ulex minor</i>	+	+	+	±	±	3	2	0
<i>Ulex europaeus</i> sec	-	-	±	+	+	2	1	2
<i>Ulex europaeus</i> vert	-	±	-	-	-	0	1	4

CONCLUSION

L'étude des caractères d'inflammabilité et de combustibilité des principales espèces des landes, nous a permis de montrer que :

- les espèces herbacées et les litières sont les plus inflammables,
- les espèces chamaephytiques de la lande mésophile sont plus inflammables que celles de la lande sèche,
- la teneur en eau est un paramètre essentiel mais la structure physique et la composition chimique des végétaux permettent d'expliquer leur réaction vis-à-vis du feu.

Ainsi nos résultats confirment que, comme le suggèrent TROUMBIS & TRABAUD (1989), c'est bien un ensemble de facteurs (morphologie et composition chimique) qui peut expliquer la plus ou moins grande inflammabilité d'une espèce, chacun d'eux ayant un rôle plus ou moins prépondérant dans l'explication du phénomène.

Un essai synthétique d'explication de la cause de l'inflammabilité des végétaux de la lande est présenté dans le tableau VIII par groupe d'espèces (herbacées, bruyères, ajoncs). Trois classes ont été constituées : facteur plus, plus ou moins, moins favorable à l'inflammabilité. Le classement ainsi établi est en accord avec les résultats mis en évidence par le seul classement de l'inflammabilité. Pour les espèces les plus inflammables de chaque groupe (*Molinia caerulea*, *Erica ciliaris*, *Ulex minor*) les critères qui semblent avoir un rôle important sont la morphologie et la teneur en cellulose. La teneur en composés extractibles par l'éther intervient aussi pour *Molinia caerulea* et *Ulex minor*, ainsi que la teneur en phosphore pour *Molinia caerulea* et *Erica ciliaris*.

L'évolution des teneurs en eau in situ des espèces de la lande montre que les épines sèches d'*Ulex europaeus* constituent un risque permanent d'incendie. *Pteridium aquilinum* et *Molinia caerulea* représentent également un risque de février à juin, tant que les frondes ou feuilles sèches dominent. En été les litières constituent aussi un risque majeur, dépendant étroitement des conditions climatiques.

Le calcul d'un indice de danger de feu, intégrant les caractères d'inflammabilité et de combustibilité en fonction de la teneur en eau, permet de préciser les groupements végétaux critiques pendant les périodes sensibles pour l'apparition d'incendies de landes en Bretagne. Au printemps le risque est élevé dans les vieilles landes hautes à ajonc, les ptéridaies et, dans une moindre mesure, dans les landes mésophiles. En été, les landes hautes à ajonc constituent toujours le risque essentiel, de même que les litières sous lande à ajonc et sous lande mésophile.

BIBLIOGRAPHIE

- ASTM, 1956. — Standard method of test for ether solubility of wood *D1168-56*: 3 p
- BLAIS, R., 1974. — Les incendies de forêts en France. *Rev. Forest. Fr.*, n° spécial, 1: 18-20.
- BROIDO, A. & NELSON, M., 1964. — Ash content : its effect on combustion of corn plant. *Sciences*, 146: 652-653.
- BROWN, J. K., 1970. — Ratio of surface area to volume for common fine fuels. *Forest Science*, 16: 101-105.
- COUNTRYMAN, C. M., 1974. — Moisture in living fuels effects fire behaviour. *Fire Manag.*, 35: 10-14.
- COUNTRYMAN, C. M. & PHILPOT, C. W., 1970. — Physical characteristics of chamise as a wildland fuel. *USDA Forest Serv. Res. Pap.*, PSW, 66: 16 p.
- DELABRAZE, P. & VALETTE, J. C., 1974. — Inflammabilité et combustibilité de la végétation forestière méditerranéenne. *Rev. Forest. Fr.*, n° spécial, 1: 171-177.
- DELABRAZE, P. & VALETTE, J. C., 1976. — Étude de l'inflammabilité et de la combustibilité. Consultation technique FAO sur les incendies de forêt en pays méditerranéen: 10 p.
- DICKINSON, K. J. M. & KIRKEPATRICK, J. B., 1985. — The flammability and energy content of some important plant species and fuel components in the forests of southeastern Tasmania. *J. Biog.*, 12: 121-134.
- DYER, B., 1894. — *Trans. Chem. Soc.*, 65: 115.
- FORGEARD, F., 1977. — L'écosystème lande dans la région de Paimpont. Etude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. Thèse de Doctorat de 3^{ème} cycle, Université de Rennes I: 215 p.
- FORGEARD, F., 1986. — Les feux de landes en Bretagne. Document interne CNRS UA 696, PIREN Pays de Paimpont: 23 p.
- FORGEARD, F., 1987. — Les incendies dans les landes bretonnes. Caractéristiques et conséquences sur la végétation et le sol. Thèse de Doctorat des Sciences, Université de Rennes I: 357 p.
- FOSBERG, M. A. & SCHROEDER, M. J., 1971. — Fine herbaceous fuels in fire danger rating. *USDA Forest Serv. Res. Note*, RM, 185: 7 p.
- GEORGES, C. W., BLAKELY, A. D., JOHNSON, G. M., SIMMERMAN, D. G. & JOHNSON, C. W., 1978. — Evaluation of liquid ammonium polyphosphate fire retardants. *USDA Forest Serv. Gen. Tech. Rep.*, INT, 41: 54 p.
- GILL, A. M., TROLLOPE, W. S. W. & Mc ARTHUR, D. A., 1978. — Role of moisture in flammability of natural fuels in the laboratory. *Aust. For. Res.*, 8: 199-208.
- GLOAGUEN, J. C., 1984. — Contribution à l'étude phytoécologique des landes bretonnes. Thèse de Doctorat des Sciences, Université de Rennes I: 353 p.
- HOUGH, W. A., 1973. — Fuel and weather influence wildfires in sand pine forests. *USDA Forest Serv. Res. Pap.*, SE, 106: 19 p.
- KING, N. K. & VINES, R. G., 1969. — Variation in the flammability of the leaves of some Australian forest species. *CSIRO Div. Appl. Chemistry*: 14 p.
- Mc ARTHUR, A. G., 1967. — Fire behaviour in eucalypt forests. *Leaflet For. Timb. Bur. Aust.*, 107: 35 p.
- MAK, E. H. T., 1982. — The relationship between the nutrient status and flammability of forest fuels. Ph. D. Thesis, Australian National University: 160 p.
- MONTGOMERY, K. R., 1976. — Ether extractives and flammability of mediterranean type shrubs. Thesis California State Polytechnic University Pomona: 38 p.
- MONTGOMERY, K. R. & CHEO, P. C., 1969. — Moisture and salt effects on fire retardance in plants. *Amer. J. Bot.*, 56: 1028-1032.
- MONTGOMERY, K. R. & CHEO, P. C., 1971. — Effect of leaf thickness on ignibility. *Forest Science*, 17: 475-478.
- MUTCH, R. W., 1964. — Ignition delay on Ponderosa Pine needles and Sphagnum moss. *J. Appl. Chem.*, 14: 271-275.

- MUTCH, R.W. & PHILPOT, C.W., 1970. — Relation of silica content to flammability in grasses. *Forest Science*, 16 : 64-65.
- NORD, E.C. & COUNTRYMAN, C.M., 1972. — Fire relations. Intermountain Forest and Range Exp. Stat. Gen. Techn. Rep., INT, 1 : 88-97.
- PHILPOT, C.W., 1969a. — Seasonal changes in heat content and ether extractive content of chamise. *USDA Forest Serv. Res. Pap.*, INT, 61 : 10 p.
- PHILPOT, C.W., 1969b. — The effect of reduced extractive content on the burning rate of aspen leaves. *Intermountain Forest and Range Exp. Stat. Res.*, INT, 92 : 6 p.
- PHILPOT, C.W., 1970. — Influence of mineral content on the pyrolysis of plant material. *Forest Science*, 16 : 461-471.
- PHILPOT, C.W. & MUTCH, R.W., 1971. — The seasonal trends in moisture content, ether extractive and energy of ponderosa pine and Douglas fir needles. *USDA Forest Serv. Res. Pap.*, INT, 102 : 21 p.
- POMPE, A. & VINES, R.G., 1966. — The influence of moisture on the combustion of leaves. *Aust. For.*, 30 : 231-241.
- RIGOLOIT, E., 1986. — *Impact du feu contrôlé sur Cupressus arizonica et Pinus eldarica*. D.A.A., École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes : 28 p.
- ROTHERMEL, R.C. & PHILPOT, C.W., 1973. — Predicting changes in chaparral flammability. *J. Forest.*, 71 : 640-643.
- RUNDEL, P.W., 1981. — Structural and chemical components of flammability. *USDA Forest Serv. Gen. Tech. Rep.*, WO, 26 : 183-207.
- SHAFIZADEH, F., 1968. — Pyrolysis and combustion of cellulosic materials. *Advan. Carbohy. Chem.*, 23 : 419-474.
- SHAFIZADEH, F. & GINNIS, G.D., 1971. — Chemical composition and thermal analysis of cottonwood. *Advan. Carbohy. Chem.*, 16 : 273-277.
- SHAFIZADEH, F., CHIN, P.S. & DEGROOT, W.F., 1975. — Mechanistic evaluation of flame retardants. *J. of Fire and Flammability Fire Retardant Chemistry*, 2 : 195-203.
- SHAFIZADEH, F., CHIN, P.S. & DEGROOT, W.F., 1977. — Effective heat content of green forest fuels. *Forest Science*, 23 : 81-89.
- SUSOTT, R., 1980. — Thermal behaviour of conifer needle extractives. *Forest Science*, 26 : 347-360.
- TANG, W.K. & NEIL, W.K., 1964. — Effect of flame retardants on pyrolysis and combustion of alpha cellulose. *J. Polymer Sci.*, C6 : 65-81.
- TRABAUD, L., 1976. — Inflammabilité et combustibilité des principales espèces des garrigues de la région méditerranéenne. *Écol. Plant.*, 11 : 117-136.
- TROUMBIS, A.Y. & TRABAUD, L., 1989. — Some questions about flammability in fire ecology. *Acta Écol., Écol. Plant.*, 10 : 167-175.
- VALETTE, J.C., CLEMENT, A. & DELABRAZE, P., 1979. — *Inflammabilité d'espèces méditerranéennes (tests rapides)*. Document interne INRA, 79-3 : 38 p.
- VAN SOEST, P. & WINES, R.R., 1967. — Use of detergent in the analysis of fibrous feeds. Determination of plant cell-wall constituents. *J. Assoc. Official Anal. Chem.*, 50 : 50-66.
- WASEL, Y. & FRIEDMAN, J., 1965. — The use of Tamarisk trees for the restriction of fires. *Layaaran*, 15 : 77-82 (hébreux), 84-88 (english).

LES SOLS HYDROMORPHES DES PRAIRIES HUMIDES DE LA RIVE SUD DU LAC DE NEUCHÂTEL (SUISSE)*

Alexandre BUTTLER et Jean-Michel GOBAT

Laboratoire d'Écologie végétale et de phytosociologie - Institut de Botanique de l'Université
22, ch. de Chantemerle, 2007 NEUCHÂTEL (Suisse)

SUMMARY (original paper)

THE HYDROMORPHIC SOILS OF THE WET MEADOWS OF THE SOUTH SHORE OF LAKE NEUCHÂTEL (SWITZERLAND)

Investigated in the framework of a global ecological study, the soils of the south shore of lake Neuchâtel (Switzerland) present a remarkable diversity, despite the fact that their existence dates from only one hundred years (they were created by an artificial 3 meters lowering of the subjurassic lakes). A first group made up of 7 types represents the gleys and peat soils developed on deep lying loose sediments, and a second group constituted of 2 types represents the pseudogleys developed on raised sandstone substratum.

Their physical and chemical properties are shown, as well as their relations with the groundwater and the plant communities (Caricetum elatae, Cladietum marisci, Orchio-Schænetum, Molinietum). The conditions for the soil formation and evolution are discussed, and particularly the various conditions in the upper humic layers.

The originality of the described soils is shown by some shifts between their morphology and their processes, by the great diversity of the soil types developed after only 100 years and by the putting in question of some succession models of the vegetation.

KEY WORDS . Hydromorphic soils . Peat . Gleys . Pseudogleys . Humus . marshes . Wet meadows . Dynamic . Soil evolution.

RÉSUMÉ (travail original)

Étudiés dans le cadre d'une recherche globale en écologie végétale, les sols de la Rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse) montrent une diversité remarquable, malgré leurs 100 ans seulement d'existence (mise à jour de terrains par un abaissement artificiel de 3m des lacs subjurassiens). Un premier groupe (7 types) comprend des gleys et des tourbes sur sédiments meubles, un second (2 types) des pseudogleys primaires sur bancs de molasse superficiels.

Leurs caractères physico-chimiques sont présentés, ainsi que leurs relations avec les nappes et les groupements végétaux (Caricetum elatae, Cladietum marisci, Orchio-Schænetum, Molinietum). Les conditions de formation et d'évolution sont discutées, en particulier celles concernant les horizons humifères, très variés.

L'originalité des sols décrits est traduite par des observations sur le décalage entre la morphologie du sol et son fonctionnement, par la grande diversité pédologique déjà développée après seulement 100 ans et par la remise en question de certaines étapes de succession du couvert végétal.

MOTS CLÉS . Sols hydromorphes . Tourbes . Gleys . Pseudogleys . Humus . Marais . Prairies humides . Dynamique . Pédogenèse.

* Manuscrit reçu le 3 septembre 1990, version révisée acceptée pour publication le 15 jan. 1991.

INTRODUCTION

Les milieux naturels de la rive sud du lac de Neuchâtel constituent une des préoccupations majeures des instances de la protection de la nature en Suisse, et des efforts constants sont entrepris depuis quelques années pour maintenir cet écosystème exceptionnel (ANTONIAZZA *et al* 1991). L'objectif prioritaire est de le conserver dans ses dimensions actuelles et de lui garder sa diversité écologique. Le contexte historique et certains aspects écologiques de ces marais, créés il y a une centaine d'années à la suite de la Correction des eaux du Jura (abaissement du niveau des eaux de 2,8 mètres), ont déjà fait l'objet de diverses publications, notamment BUTTLER 1983, BUTTLER *et al* 1985 et BUTTLER 1987.

Dans un précédent article BUTTLER & GALLANDAT (1990), nous avons décrit les unités phytosociologiques des prairies humides (*Magnocaricion*, *Caricion davallianae* et *Molinion*) et suggéré un modèle de succession autogène de la végétation. Un système écologique sur sédiments meubles profonds et un autre sur molasse imperméable y sont présentés avec, dans les deux cas, une série évolutive différente selon le degré d'hydromorphie initial des sols.

L'intérêt des sols de la rive sud du lac de Neuchâtel dépasse largement le cadre local, en raison de la convergence des faits suivants :

- Le contexte historique en fait des sols jeunes, en formation depuis une centaine d'années seulement, même si leur matériel constitutif a parfois déjà subi une évolution antérieure

- Cette jeunesse permet une observation presque « en temps réel » des premiers stades de la pédogenèse en milieu hydromorphe, ce qui est rare en Europe moyenne sur une si vaste étendue (environ 1500 ha de zones naturelles créées il y a cent ans).

- La grande diversité de la végétation, alliée à des conditions de nappe variées, provoque la formation de nombreux types d'humus.

- Enfin, ces sols mettent en évidence, dans de nombreux cas, un décalage entre la morphologie du profil, héritée du passé et souvent encore peu modifiée, et son fonctionnement, qui répond aux facteurs écologiques actuels.

- La connaissance détaillée des paramètres écologiques (végétation, hydrodynamique, hydrochimie, cycles biogéochimiques) acquise dans des travaux antérieurs (*op. cit.*) rend les interprétations pédologiques particulièrement sûres.

Pour les études sur la végétation et les sols, la rive sud du lac de Neuchâtel se présente ainsi comme un parfait « laboratoire naturel », un modèle en vraie grandeur, dans l'espace et dans le temps, et amène des réflexions d'ordre général sur la pédogenèse en milieu hydromorphe.

Dans ce contexte, l'article présente d'abord les observations du terrain (description et analyse de profils-types, avec accent sur les paramètres originaux de chaque sol), puis discute les caractères généraux des sols et leurs relations avec la végétation, notamment leur influence sur la dynamique des groupements. Par exemple, l'évolution directe « prairie à grandes laïches → prairie à choin », souvent présentée dans la littérature, est ici remise en question par l'étude des sols.

MÉTHODES

La description des profils et les prélèvements d'échantillons ont été effectués durant l'hiver 1982/83, avec la terminologie et le symbolisme de RICHARD *et al.* (1978/81/83). Les couleurs sont données selon le Code MUNSELL, la typologie des sols selon MUECKENHAUSEN (1985).

Les méthodes d'analyses physico-chimiques sont classiques et suivent les indications d'ALLEN *et al* (1974), AUBERT (1978) et ROUILLER (1981), avec les précisions suivantes :

- a) Les bases échangeables au pH du sol ont été analysées par échange avec KCl et NH_4Cl .

- b) Deux formes du fer ont été analysées :

1. Le fer libre par réactif Tamm.

2. Le fer oxydé par réactif MEHRA-JACKSON.

Ces deux formes, par leur rapport, mettent en évidence les horizons riches en fer réduit (Fe^{++}), l'origine du matériel, l'importance des formes amorphes du fer par rapport aux formes oxydées ou encore l'importance du fer lié à la matière organique. L'extraction à l'oxalate n'a pas pu être effectuée par manque de temps, mais elle aurait apporté d'autres résultats intéressants sur les formes organo-métalliques les plus mobiles.

DESCRIPTION DES PRINCIPAUX TYPES DE SOLS

Les sols se répartissent en deux groupes : les tourbes et gleys d'une part, les pseudogleys d'autre part (FIG. 1, TAB. Ia, b et TAB. II).

LES TOURBES ET LES GLEYS

Tourbe eutrophe (Soil Taxonomy : Hydric Medifibrist)

Remarque générale. — Ce profil est le plus hydromorphe de la série sur sédiments meubles, avec un sol inondé en permanence. La tourbe en formation est constituée principalement de fibres de *Carex elata* (radicelles, gaines, etc.), alors que la végétation est dominée par *Cladium mariscus*. Ceci indique un changement récent de végétation, au cours duquel *Cladium mariscus* a envahi cette zone, autre-

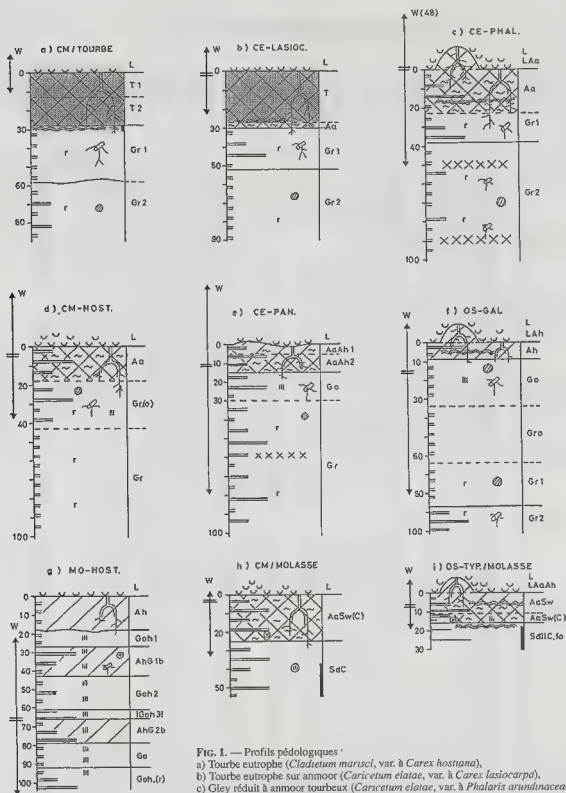


FIG. 1. — Profils pédologiques.

- a) Tourbe eutrophe (*Claditum marisci*, var. à *Carex hostana*),
 b) Tourbe eutrophe sur anmoor (*Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa*),
 c) Gley réduit à anmoor tourbeux (*Caricetum elatae*, var. à *Phalaris arundinaceae*)
 d) Gley réduit à anmoor (*Claditum marisci*, var. à *Carex hostana*),
 e) Gley oxydé humifère à anmoor-hydromull (*Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea*),
 f) Gley oxydé humifère à hydromull (*Orchio-Schizanthum nigricans*, var. à *Galium palustre*),
 g) Gley oxydé peu humifère à mull (*Molinietum caeruleae*),
 h) Pseudogley primaire à anmoor (*Claditum marisci*, var. à *Carex hostana*)
 i) Pseudogley primaire à anmoor-hydromull (*Orchio-Schizanthum nigricans*, var. *typicum*).
 (la double flèche W à gauche du profil traduit l'amplitude et le niveau moyen de la nappe).

TABLEAU Ia. — Tableau général des analyses physico-chimiques des sols.

Type de sol, Carré permanent, Horizon:	Prof. cm	Couleur Munsell	Texture :							Teneur Perte Mat. C org. N tot. C/N				
			>2mm %	SG %	SM %	SF %	LG %	LF %	A %	eau %	feu %	organ. %	%	%
TOURBE EUTROPHE (CM/TOURBE):														
T 1	13	7.5YR3/2	,0	-	-	-	-	-	-	90,0	91,2	84,1	48,90	1,54 31,8
T 2	28	10YR4/4	,0	-	-	-	-	-	-	89,0	84,3	81,2	47,20	1,24 38,1
Gr 1	58	2.5 Y5/0	,3	,5	54,9	39,3	1,7	2,5	1,1	23,8	,7	3,8	2,20	,02 -
Gr 2	73	5 Y5/2	,3	,2	1,4	65,8	18,6	10,6	3,4	27,2	1,3	6,4	3,70	,04 -
TOURBE EUTROPHE SUR ANMOOR (CE-LASIOC.):														
T	27	5YR2/2	,0	-	-	-	-	-	-	85,5	87,4	79,4	46,19	1,14 40,5
Aa	30	5YR3/2	,0	-	-	-	-	-	-	62,5	16,2	17,2	10,00	,59 16,9
Gr 1	52	5 Y6/2	,0	,1	,8	26,6	17,4	35,6	19,4	24,5	1,0	1,3	,73	,01 -
Gr 2	>85	5 Y6/1	,0	,0	7,8	78,5	7,8	3,1	2,8	25,3	,8	1,4	,80	,03 -
GLEY REDUIT A ANMOOR TOURBEUX (CE-PHAL.):														
Laa	0	10YR3/2	,0	-	-	-	-	-	-	75,4	39,2	28,9	16,79	1,03 16,3
Aa	23	10YR3/2	,0	,1	1,5	33,2	22,4	26,2	16,6	69,9	24,2	23,6	13,70	,86 15,9
Gr 1	38	5Y4/2	,1	,2	,4	31,8	18,4	32,4	16,8	30,5	2,4	2,0	1,19	,02 -
Gr 2	>100	-	,0	5,9	33,3	41,2	6,7	6,4	6,5	14,0	1,6	1,5	,90	,04 -
GLEY REDUIT A ANMOOR (CM-HOST.):														
Aa	18	10YR4/3	,0	,9	2,4	5,3	8,1	35,2	48,3	75,5	24,6	21,7	12,59	,80 15,7
Gr, (o)	43	5 Y5/2	,0	2,2	11,1	23,6	22,8	23,5	16,8	29,0	1,6	1,4	,81	,05 -
Gr	>95	5 Y5/1	,0	3,9	85,0	5,1	1,5	1,1	3,2	22,2	,4	,7	,40	,02 -
GLEY OXYDE HUMIFERE A ANMOOR-HYDROMULL (CE-PAN.):														
AaAh 1	5	-	0	,1	6,0	36,6	23,0	11,5	22,8	62,4	22,1	19,9	11,59	,67 17,3
AaAh 2	15	10YR3/1	,0	,5	7,7	22,5	23,6	22,2	23,5	69,5	17,8	16,4	9,56	,66 14,5
Go	30	5 Y5/1	,0	,0	,5	22,9	26,8	29,1	20,7	37,2	2,7	3,9	2,29	,09 -
Gr	>100	2.5 Y4/0	,0	,1	1,0	36,6	27,8	22,4	12,2	33,2	2,6	3,2	1,85	,08 -
GLEY OXYDE HUMIFERE A HYDROMULL (OS-GAL.):														
Lah	0	5YR2/1	,0	,3	35,8	29,0	3,2	8,4	23,2	67,8	25,3	22,6	13,12	,92 14,3
Ah	9	5YR2/1	,0	,4	49,1	33,5	2,8	6,0	8,3	64,9	25,1	23,0	13,35	,87 15,3
Go	34	5 Y6/3	,0	,2	39,6	41,6	6,3	7,1	5,3	25,0	1,3	1,2	,69	,05 -
Gr 1	87	5 Y5/1	,0	5,1	,1	71,5	7,2	10,3	5,9	22,7	1,1	1,3	,73	,02 -
Gr 2	>105	5 Y6/1	,0	,1	17,7	3,7	15,6	37,5	25,3	36,1	2,3	2,2	1,27	,04 -
GLEY OXYDE PEU HUMIFERE A MULL (MO-HOST.):														
Ah	18	10YR3/2	1,4	2,1	33,7	50,0	4,0	5,5	4,6	26,6	5,9	10,1	5,90	,25 23,6
Goh 1	27	10YR5/3	,3	4,6	43,6	41,5	3,1	7,3	,0	16,5	1,5	6,0	3,50	,04 -
AhG1b	43	10YR4/2	,1	1,3	10,1	25,4	14,6	26,7	21,9	25,6	2,2	10,1	5,90	,10 -
Goh 2	61	10YR5/2	1,8	2,2	21,0	49,7	11,6	9,1	6,4	25,5	1,6	8,9	5,20	,06 -
[Goh 3]	66	10YR6/3	,0	,1	,2	2,1	10,2	56,9	30,6	26,1	1,7	10,7	6,20	,05 -
AhG2b	79	10YR3/3	,1	,9	7,4	44,1	19,7	16,6	11,3	38,0	5,7	12,4	7,20	,16 -
Go	92	10YR5/4	,0	1,5	16,4	72,8	4,0	3,1	2,4	20,6	,6	3,8	2,20	,02 -
Goh, (r)	98	10YR4/1	,0	,2	3,4	34,2	24,9	22,3	15,1	27,9	1,7	8,9	5,20	,06 -
PSEUDOGLEY PRIMAIRE A ANMOOR (CM/MOLASSE):														
AaSw(C)	25	10YR5/3	,0	,0	1,0	1,4	4,8	51,4	41,5	56,0	13,6	10,5	6,08	,25 24,3
SdC	>52	5 Y6/3	6,2	,1	32,9	20,3	3,9	25,0	17,9	21,4	1,5	1,2	,69	,03 -
PSEUDOGLEY PRIMAIRE A ANMOOR-HYDROMULL (OS-TYP./MOLASSE):														
AaSw	11	7.5YR3/2	,0	,1	6,5	25,3	13,2	27,3	27,2	68,3	24,8	23,7	13,79	,57 24,2
AaSw(C)	16	2.5Y6/4	2,9	,3	14,7	25,1	16,8	25,1	17,9	35,9	4,4	3,7	2,17	,13 16,7
SdIIC,fo	>25	2.5YR4/6	,0	,2	3,7	22,9	16,6	36,8	19,8	18,1	1,7	,3	,16	,04 -

TABLEAU Ib. — Tableau général des analyses physico-chimiques des sols (suite).

Type de sol,	pH	Calc.	Calc.	Ce éch.	Mg éch.	K éch.	Na éch.	S	Fe Ta	Fe MJ	NH ₄ -N	NO ₃ -N
Carré	oeu	act.	tot.	méq./	méq./	méq./	méq./	méq./	(TA=Tamm;		mg/	mg/
permanent,	%	%	%	100g	100g	100g	100g	100g	MJ=Mehra-Jackson)	100g	100g	100g
Horizon:									%	%		
TOURBE EUTROPHE (CM/TOURBE):												
T 1	7,1	,0	,0	48,90	11,20	,88	1,10	62,1	1,16	1,52	42,00	40,59
T 2	8,1	,0	,0	37,68	7,98	,55	1,28	47,5	,83	1,05	-	-
Gr 1	7,8	-	11,8	11,68	,62	,06	,26	12,6	,48	,75	-	-
Gr 2	7,4	5,1	21,0	14,52	1,18	,05	,28	16,0	1,33	1,98	-	-
TOURBE EUTROPHE SUR ANMOOR (CE-LASIOC.):												
T	6,7	,0	,2	57,75	7,23	3,75	2,38	71,1	4,38	5,88	27,01	21,60
Aa	6,5	-	1,3	40,05	1,83	,10	,55	42,5	2,03	2,46	-	-
Gr 1	7,4	2,5	17,2	12,28	,33	,05	,18	12,8	,39	1,52	-	-
Gr 2	7,2	7,0	23,6	13,17	,58	,15	,37	14,3	,91	2,63	-	-
GLEYS RÉDUITS A ANMOOR TOURBEUX (CE-PHAL.):												
Laa	7,3	4,5	8,1	36,23	1,03	,23	,25	37,7	2,12	4,45	39,34	32,09
Aa	6,9	3,8	12,1	35,28	,89	,12	,21	36,5	2,61	5,78	-	-
Gr 1	7,8	5,3	25,1	13,07	,25	,04	,08	13,4	,44	1,52	-	-
Gr 2	7,4	3,0	36,6	11,53	,21	,04	,04	11,8	1,34	1,23	-	-
GLEYS RÉDUITS A ANMOOR (CM-HOST.):												
Aa	7,6	21,5	48,2	27,10	3,10	,28	,27	30,8	4,66	7,15	11,53	9,92
Gr, (o)	8,1	7,5	21,5	12,13	,78	,09	,09	13,1	,45	1,43	-	-
Gr	8,4	4,3	11,7	10,78	,38	,04	,11	11,3	,40	,47	-	-
GLEYS OXYDES HUMIFIÈRES A ANMOOR-HYDROMULL (CE-PAN.):												
AaAh 1	7,6	2,8	9,8	30,09	,73	,26	,34	31,4	1,42	2,60	8,51	6,13
AaAh 2	7,3	5,3	13,5	33,53	,84	,28	,29	34,9	1,99	4,08	-	-
Go	7,8	7,5	29,3	18,31	,37	,08	,15	18,9	,80	2,63	-	-
Gr	7,5	7,0	33,6	17,51	,42	,07	,15	18,2	1,24	1,49	-	-
GLEYS OXYDES HUMIFIÈRES A HYDROMULL (OS-GAL.):												
LAh	7,8	-	,7	28,64	1,36	,17	,18	30,4	2,85	4,30	16,06	12,88
Ah	7,6	-	,8	31,69	1,50	,18	,19	33,6	2,51	4,76	-	-
Go	7,8	4,3	21,7	15,52	,39	,05	,03	16,0	,26	2,55	-	-
Gr 1	7,8	4,5	20,5	14,62	,58	,06	,08	15,3	1,04	2,55	-	-
Gr 2	7,7	21,0	50,8	15,67	1,23	,09	,34	17,3	1,00	2,65	-	-
GLEYS OXYDES PEU HUMIFIÈRES A MULL (MO-HOST.):												
Ah	8,4	3,0	19,3	15,57	,32	,12	,21	16,2	,83	2,21	9,49	4,84
Goh 1	8,8	4,6	22,6	11,53	,20	,03	,04	11,8	,65	1,48	-	-
AhG1b	8,2	13,0	30,3	16,57	,45	,07	,06	17,2	2,52	5,38	-	-
Goh 2	7,9	7,5	34,1	13,47	,33	,03	,02	13,9	,79	2,33	-	-
[Goh 3]	8,3	14,5	40,0	18,41	,67	,10	,01	19,2	1,18	8,55	-	-
AhG2b	7,6	12,1	32,0	18,66	,50	,04	,00	19,2	1,02	2,50	-	-
Go	8,1	8,9	15,2	11,98	,23	,03	,02	12,3	,18	1,68	-	-
Goh, (r)	7,9	8,4	33,1	15,57	,38	,06	,02	16,0	,83	3,65	-	-
PSEUDOGLEYS PRIMAIRES A ANMOOR (CM/MOLASSE):												
AaSw(C)	7,9	6,0	9,5	26,45	4,33	,28	,29	31,4	2,30	10,08	8,56	7,78
SdC	8,0	6,5	20,0	18,21	3,36	,23	,28	22,1	,53	11,65	-	-
PSEUDOGLEYS PRIMAIRES A ANMOOR-HYDROMULL (OS-TYP./MOLASSE):												
AaSw	7,9	9,3	11,8	32,24	5,31	,70	,48	33,7	,68	5,28	6,48	6,04
AaSw(C)	8,2	6,0	20,4	15,57	2,52	,18	,23	18,5	,50	5,68	-	-
SdIIC, fo	8,1	1,3	1,3	16,77	4,24	,34	,35	21,7	,36	11,40	-	-

TABLEAU II. — Rapport entre quelques paramètres physico-chimiques des sols.

Type de sol, Carré	Prof.	Ca/Mg	Ca/K	Ca/S	FeTa/ FeMj	NH ₄ / NO ₃	Calcaire act./tot.	Sabl. (S)	Lim. (L)	Arg. (A)	A/S	A/L	A/S+L
permanent,	cm			%	%	%	%	%	%	%			
Horizon:													
TOURBE EUTROPHE (CM/TOURBE):													
T1	13	4,4	55,6	78,8	76,3	1,0	-	-	-	-	-	-	-
T2	28	4,7	68,5	79,3	79,0	-	-	-	-	-	-	-	-
Gr1	58	18,8	194,7	92,6	64,0	-	-	94,7	4,2	1,1	,01	,26	,01
Gr2	73	12,3	290,4	90,6	67,2	-	24	67,4	29,2	3,4	,05	,12	,04
TOURBE EUTROPHE SUR ANMOOR (CE-LASIOC.):													
T	27	8,0	15,4	81,2	74,5	1,3	0	-	-	-	-	-	-
Aa	30	21,9	400,5	94,2	82,5	-	-	-	-	-	-	-	-
Gr1	52	37,2	245,6	95,6	25,7	-	15	27,5	53,0	19,4	,71	,37	,24
Gr2	>85	22,7	87,8	92,1	34,6	-	30	86,3	10,9	2,8	,03	,26	,03
GLEY REDUIT A ANMOOR TOURBEUX (CE-PHAL.):													
LÄa	0	35,2	157,5	96,0	47,6	1,2	56	-	-	-	-	-	-
Aa	23	39,6	294,0	96,7	45,2	-	31	34,8	48,6	16,6	,48	,34	,20
Gr1	38	52,3	326,8	97,2	28,9	-	21	32,4	50,8	16,8	,52	,33	,20
Gr2	>100	54,9	288,3	97,5	100,0	-	8	80,4	13,1	6,5	,08	,50	,07
GLEY REDUIT A ANMOOR (CM-HOST.):													
Aa	18	8,7	96,8	88,1	65,2	1,2	45	8,6	43,3	48,3	5,62	1,12	,93
Gr, (o)	43	15,6	134,8	92,7	31,5	-	35	36,9	46,3	16,8	,46	,36	,20
Gr	>95	28,4	269,5	95,4	85,1	-	36	94,0	2,6	3,2	,03	1,23	,03
GLEY OXYDE HUMIFERE A ANMOOR-HYDROMULL (CE-PAN.):													
AaAh1	5	41,2	115,7	95,8	54,6	1,4	29	42,7	34,5	22,8	,53	,66	,30
AaAh2	15	39,9	119,8	96,0	48,8	-	39	30,7	45,8	23,5	,77	,51	,31
Go	30	49,5	228,9	96,8	30,4	-	26	23,4	55,9	20,7	,88	,37	,26
Gr	>100	41,7	250,1	96,5	83,2	-	21	37,7	50,2	12,2	,32	,24	,14
GLEY OXYDE HUMIFERE A HYDROMULL (OS-GAL.):													
LÄh	0	21,1	168,5	94,4	66,3	1,2	-	65,1	11,6	23,2	,36	2,00	,30
Ah	9	21,1	176,1	94,4	52,7	-	-	83,0	8,8	8,3	,10	,94	,09
Go	34	39,8	310,4	97,1	10,2	-	20	81,4	13,4	5,3	,07	,40	,06
Gr1	87	25,2	243,7	95,3	40,8	-	22	76,7	17,5	5,9	,08	,34	,06
Gr2	>105	12,7	174,1	90,4	37,7	-	41	21,5	53,1	25,3	1,18	,48	,34
GLEY OXYDE PEU HUMIFERE A MULL (MO-HOST.):													
Ah	18	48,7	129,8	96,0	37,6	2,0	16	85,8	9,5	4,6	,05	,48	,05
Goh1	27	57,7	384,3	97,7	43,9	-	20	89,7	10,4	,0	,00	,00	,00
AhG1b	43	36,8	236,7	96,6	46,8	-	43	36,8	41,3	21,9	,60	,53	,28
Goh2	61	40,8	449,0	97,3	33,9	-	22	72,9	20,7	6,4	,09	,31	,07
[Goh3]	66	27,5	184,1	95,9	13,8	-	36	2,4	67,1	30,6	12,75	,46	,44
AhG2b	79	37,3	466,5	97,2	40,8	-	38	52,4	36,3	11,3	,22	,31	,13
Go	92	52,1	399,3	97,7	10,7	-	58	90,7	7,1	2,4	,03	,34	,02
Goh, (r)	98	41,0	259,5	97,1	22,7	-	25	37,8	47,2	15,1	,40	,32	,18
PSEUDOGLEY PRIMAIRE A ANMOOR (CM/MOLASSE):													
AaSw(C)	25	6,1	94,5	84,4	22,8	1,1	33	2,4	56,2	41,5	17,29	,74	,71
SdC	>52	5,4	79,2	82,5	4,5	-	63	53,3	28,9	17,9	,34	,62	,22
PSEUDOGLEY PRIMAIRE A ANMOOR-HYDROMULL (OS-TYP./MOLASSE):													
AaSw	11	6,1	46,1	83,2	12,9	1,1	78	31,9	40,5	27,2	,85	,67	,38
AaSw(C)	16	6,2	86,5	84,2	8,8	-	29	40,1	41,9	17,9	,45	,43	,22
SdIIC, fo	>25	4,0	49,3	77,3	3,2	-	96	26,8	53,4	19,8	,74	,37	,25

fois dominée par *Carex elata*. Une des hypothèses de succession végétale du *Caricetum elatae* au *Cladietum marisci* par envahissement, établie par l'analyse des relevés floristiques (BUTTLER & GALLANDAT 1990), est confirmée ici par l'analyse pédologique.

Caractères physico-chimiques. — La texture est grossière, avec une tourbe directement superposée aux horizons de sable ; cette particularité confirme l'hypothèse d'une évolution végétale directe du *Nymphaeion* au *Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa* (une rose-lière aurait laissé une trace pédologique à la base de l'horizon T2, sous forme par exemple d'un anmoor ou d'une gyttja).

La matière organique forme la presque totalité des horizons de surface, mais elle est aussi présente dans les gleys (M.O. héritée, sous forme de racines). Le C/N élevé, typique d'une tourbe eutrophe peu évoluée, est un peu plus faible dans l'horizon T1, légèrement pâteux et à couleur différente. Cette hétérogénéité confirme l'hypothèse d'un changement récent des conditions écologiques et floristiques.

Le rapport FeTa/FeMJ est élevé, semblable à celui de l'horizon T de la tourbe eutrophe sur anmoor (Cf. *Infra*), de la tourbe fossile des forêts de la réserve naturelle de Cudrefin (BUECHE, en préparation) et de quelques horizons profonds de gley réduit. Cette situation reflète le manque d'aération des horizons.

Les valeurs d'azote minéral sont de loin les plus élevées par rapport à l'ensemble des sols, notamment en raison de la faible densité apparente de la tourbe.

Tourbe eutrophe sur anmoor

(Soil Taxonomy : Hydric Medifibrist)

Remarque générale. — Ce profil se trouve dans une situation identique au précédent. Le niveau d'eau y est très constant, proche de la surface, mais une légère baisse est perceptible en été. La formation de tourbe par *Carex elata* est active : un horizon homogène de tourbe surmonte un petit horizon d'anmoor de 3 cm d'épaisseur. Inexistant dans le profil précédent, celui-ci aurait pu se former sous l'influence d'un régime hydrique différent, avec des périodes d'assèchement.

Caractères physico-chimiques. — Les deux horizons de gley sont fort différents, avec une texture limoneuse fine pour le premier, et sableuse pour le second. La présence d'argiles en quantité non négligeable entre 30 et 52 cm (20 %) a permis la création d'un horizon intermédiaire d'anmoor. L'horizon Gr1, par sa texture fine, contribue à la pérennité de la nappe en été. Cette hypothèse est confirmée indirectement par l'étude du gley oxydé humifère à hydromull (cf. *infra*) qui se trouve à proximité, à une altitude identique.

Dans ce deuxième cas, le sol présente un assèchement plus marqué en été car les horizons sont très sableux jusqu'à 90 cm de profondeur, où apparaît alors une couche de texture plus fine (Horizon Gr2), de même type (probablement le même alluvionnement) que l'horizon Gr1 dont il est question ici. Les niveaux minima des nappes dans ces deux milieux correspondent à la profondeur de cette strate d'alluvionnement peu perméable.

La matière organique est d'environ 80 % dans la tourbe (peu contaminée par des éléments minéraux allochtones) et 17 % dans l'anmoor. Le rapport C/N est de 40 dans la tourbe et 17 dans l'anmoor.

Les pH, très légèrement acides dans la tourbe et l'anmoor (6,7 et 6,5), représentent les valeurs les plus « basses » pour les marais de la rive sud. Le rapport FeTa/FeMJ est très élevé dans les deux horizons organiques (asphyxie).

Les valeurs d'azote minéral sont élevées dans l'absolu, mais plutôt basses pour des horizons holorganiques à densité apparente faible. Le caractère plus mésotrophe de la végétation apparaît surtout par rapport au profil précédent, nettement eutrophe.

Gley réduit à anmoor tourbeux

(Soil Taxonomy : Histic Humaquept)

Remarque générale. — Situé à proximité du lac, ce sol en est fortement influencé par les variations (inondations). Il présente des dépôts d'origine fluviale (delta) et lacustre. On note la présence de gros touradons fibreux de *Carex elata*.

Caractères physico-chimiques. — La texture est limoneuse dans les horizons Aa et Gr1, sablo-limoneuse en dessous. Une bonne proportion d'argile permet la formation d'un anmoor qui présente un caractère tourbeux par accumulation de matériel organique non décomposé. La part importante de limons et d'argiles ainsi que l'alternance de nombreuses couches à texture différenciée dans l'horizon Gr2 témoignent de l'origine mixte des sédiments.

Par rapport aux deux sols tourbeux précédents, l'incorporation de la matière organique au substrat minéral est meilleure, grâce à l'assèchement estival du sol (plus forte activité biologique).

Les teneurs en bases échangeables profitent du bon développement du complexe argilo-humique, même si les valeurs du Mg et du K restent faibles.

Gley réduit à anmoor

(Soil Taxonomy : Mollic Haplaquept)

Remarque générale. — Ce profil présente des conditions hydrodynamiques très semblables au gley réduit à anmoor tourbeux (cf. *supra*), mais la meilleure aération de l'horizon de surface augmente l'activité de l'humus. Celui-ci conserve néanmoins un taux de matière organique impor-

tant. La formation de l'anmoor est rendue possible par une texture argilo-limoneuse en surface. La végétation est dominée par *Cladium mariscus*.

Caractères physico-chimiques. — La texture est très fine en surface, avec 48 % d'argile, ce qui représente la valeur la plus élevée pour l'ensemble des sols. Les conditions sont ainsi idéales pour la formation d'un anmoor (argile et matière organique en quantité suffisante, nappe légèrement fluctuante, comme en témoigne l'horizon Gr(o) sous-jacent). Ce dernier est plus grossier, de texture limoneuse, avec un certain équilibre des classes granulométriques. La superposition d'horizons de texture très fine à un horizon entièrement sableux traduit l'action du ruisseau situé à proximité, qui a recouvert de ses alluvions les sédiments lacustres.

La somme des bases échangeables est plus importante en surface en raison de la texture fine. En revanche, les rapports Ca/K et surtout Ca/Mg de l'horizon de surface sont faibles et s'apparentent à ceux trouvés dans les stations, non boisées ou forestières, situées sur molasse ou dans la zone d'influence d'un ruisseau. Le caractère allochthone du matériel ayant formé l'horizon d'anmoor est confirmé, pour autant que ces rapports soient de bons indicateurs d'origine du matériel. Les valeurs d'azote minéral sont nettement plus faibles que dans le gley réduit à anmoor tourbeux, lequel profite de l'influence directe du lac.

Gley oxydé humifère à anmoor-hydromull (Soil Taxonomy : Typic Haplaquoll)

Remarque générale. — Ce profil, formé sur l'ancien delta de l'Aar, est situé 200 mètres en amont du gley réduit à anmoor tourbeux. L'importance du matériel alluvionnaire par rapport aux sédiments lacustres est montrée par la texture fine dominante ainsi que par la stratification par différents matériaux. On observe notamment une couche limoneuse avec de la matière organique enfouie.

L'humus est du type mixte, anmoor en période humide et hydromull en période sèche (surtout en été). Cette particularité est mise en évidence non seulement par la description de terrain, mais aussi par certains caractères analytiques. Il fonctionne à la manière des humus décrits par LOUSTEAU (1984), avec alternances saisonnières entre l'anmoor et l'hydromull et recolonisation chaque printemps du premier par la pédofaune du second. Tous les anmoors de la rive sud ne suivent cependant pas cette règle et certains ne passent jamais à l'état « hydromull », en raison soit de leur localisation dans le profil, héritée de la pédogenèse (à la base d'une tourbe et donc noyés actuellement en permanence), soit de la permanence d'apports hydriques latéraux (ruissellement superficiel).

La végétation est également du type mixte puisqu'il s'agit d'une association du *Magnocaricion* avec tendance au *Caricion davallianae*.

Caractères physico-chimiques. — La texture est relativement fine sur tout le profil (limono-argileuse ou limoneuse fine), mais l'aération du sol et la formation de l'hydromull sont facilitées par la présence de sables fins (environ 30 % du matériel). La quantité de matière organique dans l'horizon organo-minéral atteint 16 à 20 %, ce qui indique une bonne minéralisation (rapport C/N de 17, dans l'horizon AaAh1).

Le passage anmoor-hydromull, qui se concrétise par la formation des agrégats, est lié à l'alternance de dessiccation et réhumidification ainsi que de gel et dégel que connaît la surface du sol (cf. SCHAEFFER 1967), possible grâce à l'absence d'inondation à cette époque.

L'appauvrissement de l'horizon de surface en calcaire peut s'expliquer par une dissolution en relation avec le CO₂ dégagé lors de l'activité biologique de l'hydromull et le battement de la nappe (SCHAEFFER 1967).

Gley oxydé humifère à hydromull (Soil Taxonomy : Typic Haplaquoll)

Remarque générale. — Pour la première fois apparaît un horizon de gley oxydé Go, atteignant 25 cm d'épaisseur, et se poursuivant sur 30 cm supplémentaires de manière diffuse (Horizon Gro). De gros touradons se forment, constitués de gaines et racines non décomposées de *Scheuchzeria* et *Molinia* mêlées à des particules organo-minérales (grains de sable et micro-agrégats stables).

Ce sol correspond à l'*Orchio-Scheuchzeria nigrantis*, souvent décrit dans la littérature phytosociologique comme un stade naturel d'évolution succédant au *Caricetum elatae*. Or, l'analyse des relevés de végétation (BUTTLER & GALLANDAT 1990) montre que ces deux associations concernent des séries évolutives indépendantes. Plusieurs des caractères du sol appuient cette hypothèse.

Caractères physico-chimiques. — Les horizons de gley oxydé sont sablo-limoneux, alors que le gley réduit de profondeur est limoneux fin, avec une forte proportion d'argile (25 %). Cet horizon, situé à 88 cm, est semblable par sa texture au Gr1 du sol à tourbe eutrophe sur anmoor (cf. *supra*) tout proche (dans ce cas à 30 cm de profondeur). L'influence de cet horizon de texture fine sur le régime hydrique a déjà été discutée plus haut. La porosité élevée des horizons Go et Gro (81 % de sable) facilite la descente de la nappe et l'aération des horizons en été.

La teneur en matière organique en surface est semblable à celle des anmoors. Le simple aspect quantitatif n'est donc pas suffisant pour différencier l'anmoor de l'hydromull. La structure (nettement grumeleuse, même en hiver) et la nature de la matière organique sont déterminantes. Le rapport C/N de l'humus (14 à 15) traduit une bonne activité biologique, favorisée aussi par des espèces à enracinement fasciculé comme *Scheuchzeria* sp. et *Molinia* sp., qui contribuent à donner à l'horizon humique une structure grumeleuse (SCHAEFFER 1967).

Le rapport FeTa/FeMJ décroît avec la profondeur. Dans l'horizon Go, il est spécialement bas, ce qui indique une prédominance des formes cristallines du fer (taches rouille). Comme nous le verrons plus loin, ce rapport est encore plus faible dans le cas du pseudogley avec la même végétation.

Gley oxydé peu humifère à mull (Soil Taxonomy : Typic Haplaquoll)

Remarque générale. — Le caractère alluvionnaire de ce sol, situé dans l'ancien delta de l'Aar, est très marqué, ne serait-ce que par le nombre d'horizons qu'il a été nécessaire de distinguer pour sa description. Des horizons organo-minéraux enfouis sont visibles, constituant de véritables mulls enterrés, datant de phases plus anciennes de pédogénèse (sols superposés).

Ce sol correspond à la situation la plus sèche pour les marais non boisés sur sédiments meubles, et abrite par conséquent un *Molinietum*.

Caractères physico-chimiques. — Le squelette est présent, même en faible quantité, ce qui reflète la présence de matériel morainique mêlé aux alluvions. On a pu constater que les traces de moraine apparaissent dans les endroits éloignés du lac, ou surélevés par rapport à celui-ci (érosion par le lac plus faible). La texture est très variée, typique de l'origine alluvionnaire du substrat. La topographie surélevée de cette station fait que la nappe est relativement profonde, les premiers signes de réduction apparaissant à 90 cm seulement.

Les alternances de couches à texture grossière ou plus fine ne semblent pas influencer le comportement de la nappe, le profil étant très poreux. Ceci s'explique par le fait que les horizons à texture fine sont précisément ceux qui présentent une structure ancienne de mull et donc une bonne porosité héritée. La matière organique est distribuée dans tout le profil, avec un rapport C/N de 24 en surface, ce qui est très élevé pour un humus qualifié de mull. En dépit du régime hydrique favorable, le manque d'argiles dans l'horizon humifère (5 %) freine l'évolution de la matière organique. Le complexe argilo-humique est ainsi insuffisant pour permettre une bonne structure. La quantité importante de calcaire s'oppose aussi à une bonne humification de la matière organique (cas des mulls carbonatés).

Les rapports Ca/Mg et Ca/K sont globalement très élevés, à l'image des autres sols sur l'ancien delta de l'Aar. Les valeurs d'azote minéral mettent bien en évidence le caractère maigre du sol, ce qui est conforme aux exigences écologiques d'un *Molinietum*.

Les pseudogleys

Deuxième grand groupe de sols sur la rive sud du lac, les pseudogleys se sont formés à la faveur du défaut de drainage externe (= latéral) et interne (= vertical) des replats de molasse situés au pied des falaises bordant les

marais. Ils sont apparentés aux pararendzines des pinèdes voisines (CORNALI, à paraître).

Le socle de molasse constitue un plancher pour la nappe (horizon Sd), d'origine pluviale et de ruissellement, qui se forme temporairement dans l'horizon supérieur, nettement plus poreux (horizon Sw). L'hydromorphie n'y est que temporaire, puisqu'en été, la nappe, par ailleurs riche en oxygène et à Eh relativement élevé, disparaît sans qu'une alimentation par ascension capillaire soit possible (nappe perchée).

Ce plancher étant dû à une différence de porosité liée à l'existence d'une autre couche géologique, on parle de pseudogley primaire (DUCHAUFOR 1977, REHFUESS 1981 et MUECKENHAUSEN 1985). Il n'y a pas, dans notre cas, d'horizon d'accumulation d'argile, provoqué par un lessivage en milieu désaturé (pseudogley secondaire).

Pseudogley primaire à anmoor (Soil Taxonomy : Lithic-Mollic Haplaquept)

Remarque générale. — Ce profil est le plus hydromorphe sur molasse et correspond à une végétation dominée par *Cladium mariscus*. La texture très fine de l'horizon humifère ainsi que la proximité d'un ruisseau permettent le maintien d'une importante humidité capillaire dans le sol, et ceci durant la majeure partie de l'année. En conséquence, l'humus formé est du type anmoor, sans évolution estivale vers l'hydromull.

Caractères physico-chimiques. — La présence de 6 % de matériel grossier reflète le matériel morainique, qu'on retrouve sur les replats de molasse devant la falaise.

Une différence très nette apparaît entre les deux horizons, avec une texture respectivement argilo-limoneuse (LF + A = 93 %, favorable à l'anmoor) et limono-sableuse.

On doit admettre ainsi une triple origine du matériel minéral :

- 1) la molasse, produisant du matériel plutôt grossier (sablo-limoneux),
- 2) la moraine superficielle, mélangée à la molasse altérée et présente également dans le bas de l'horizon organo-minéral,
- 3) les dépôts fins d'alluvionnement du ruisseau.

La matière organique est très faible dans l'horizon de surface, inférieure de moitié à celle du gley réduit à anmoor avec la même végétation. Le rapport calcaire actif/calcaire total est très élevé, ce qui est une caractéristique des stations sur molasse. Les horizons sont riches en Mg et en K, ce qui semble traduire les caractéristiques minéralogiques du milieu molassique (rapports Ca/Mg et Ca/K très faibles).

Le rapport FeTa/FeMJ est particulièrement bas pour les marais, grâce à des valeurs de fer MJ très élevées. Plus qu'une évolution de la matière organique, ceci montre que les formes cristallines du fer dominant. La molasse bigarrée contribue probablement aussi à cette forme du fer (héritage).

Les valeurs d'azote minéral sont plus importantes que celles du pseudogley primaire à anmoor-hydromull (*Cf. infra*), en raison du ruisseau tout proche.

Par leur texture fine et leur forte capacité en eau, les alluvions du ruisseau pourraient avoir favorisé le *Claditum marisci* par rapport à l'*Orchio-Schænetum nigricantis*, lequel semble préférer un matériel plus grossier.

Pseudogley primaire à anmoor-hydromull (Soil Taxonomy : Lithic Haplaquoll)

Remarque générale. — Contrairement au profil précédent, celui-ci présente un assèchement plus important des horizons durant l'été (pas d'alimentation diffuse par un ruisseau). La végétation forme des touradons fibreux constitués de gaines et racines non décomposées de *Schenus* et *Molinia*, mêlées à des particules organo-minérales qui évoluent en hydromull en périodes d'assèchement.

La présence d'un paléosol rubéfié est une curiosité de cette station. Cette couche peu épaisse de couleur rougeâtre constitue une pseudo-roche-mère. Malgré sa proximité de la surface, elle ne semble en effet jouer qu'un rôle mineur dans la pédogenèse actuelle. L'horizon principal pour la végétation est celui qui lui est directement superposé, constitué d'un mélange carbonaté de molasse altérée et de moraine, alors que le paléosol est décarbonaté. Ce paléosol est probablement une relique d'une phase antérieure de pédogenèse, sous climat méditerranéen (GRATIER, comm. pers.).

Caractères physico-chimiques. — La texture est relativement constante, avec suffisamment d'argiles pour constituer un anmoor. Par sa structure tassée, le paléosol constitue le plancher imperméable de la nappe (propriété qui se retrouve dans la molasse non altérée, sous le paléosol). On voit donc que, pour les pseudogleys décrits ici, les variations fines de texture et de structure ont un rôle fondamental car le régime hydrique se joue sur de très faibles épaisseurs d'horizons (quelques centimètres, *cf.* discussion)

Le calcaire acide décroît avec la profondeur et représente une part importante du total, comme c'est souvent le cas sur molasse. Le paléosol est très pauvre en calcaire total, bien qu'il soit surmonté d'un horizon très carbonaté. Une légère décarbonatation est observable dans l'horizon AaSw, en raison de l'activité biologique de l'humus en été. Les rapports Ca/Mg et Ca/K sont très bas, ce qui est une constante sur molasse.

DISCUSSION ET CONCLUSION

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES SOLS

Hydromorphie. — Tous les sols décrits sont influencés par une nappe et peuvent être qualifiés d'hydromorphes. Selon que cette nappe est permanente ou temporaire, on

est en présence respectivement de gleys et tourbes ou de pseudogleys. Les gleys et les tourbes se trouvent sur sédiments meubles, plus ou moins profonds, tandis que les pseudogleys sont limités aux affleurements de molasse, au pied des falaises.

Matière organique. — Le régime hydrique détermine l'activité biologique de l'horizon de surface et, corollairement, sa structure et sa porosité. Avec l'assèchement et l'aération croissants, on passe de la tourbe à l'anmoor, puis à l'hydromull et au mull. L'hydromull représente une forme d'humus métastable, aux propriétés mixtes selon les saisons (SCHAEFFER 1967).

Les rapports C/N sont de 41 à 32 pour la tourbe, 24 à 15 pour l'anmoor, 17 à 14 pour l'hydromull et 24 pour le mull carbonaté. Dans ce dernier cas, le rapport élevé s'explique par la nature très sableuse et calcaire de l'horizon, qui ralentit l'évolution de la matière organique.

Bases échangeables. — La remontée de la nappe jusqu'en surface a pour effet un apport régulier de Ca^{2+} dans l'horizon de surface. En conséquence, tous les sols ont un complexe absorbant saturé même si, dans certains cas (horizons de tourbe, horizons LAh des touffes de *Schenus*, paléosol), le taux de calcaire total est faible à nul. La somme des bases échangeables (S) est de 48 à 71 méq/100 g pour les horizons de tourbe (densité apparente 1), 30 à 43 méq/100 g pour les horizons organo-minéraux de surface (excepté dans le mull, très sableux, avec 16 méq/100 g) et 11 à 22 méq/100 g dans les horizons minéraux. Le calcium représente toujours plus de 77 % des bases échangeables. Les rapports Ca/S les plus bas sont atteints dans les horizons de tourbe et dans les pseudogleys où Mg, K et Na prennent une importance relative plus grande.

Texture. — Tous les sols décrits présentent une grande hétérogénéité texturale, témoignant de la nature variable des sédiments : colluvions lacustres, alluvions fluviales, dépôts morainiques et socle de molasse. En aucun cas cette hétérogénéité ne peut être due au lessivage d'argiles, en raison de l'âge récent des dépôts.

Formes et dynamique du fer. — Le rapport Fe Ta/Fe MJ est très faible dans le cas des pseudogleys (moins de 23 %). Dans les autres sols, il est important dans les horizons de tourbe (75 à 79 %), moyen dans l'anmoor et l'hydromull (45 à 66 %), faible dans le mull (38 %). Pour les horizons organiques et organo-minéraux, cette tendance est conforme au degré d'évolution de la matière organique (liaison du fer avec la matière organique). Dans les horizons minéraux du gley réduit, il y a en général prédominance des formes amorphes du fer, non oxydé (rapport important - asphyxie). Dans les horizons minéraux du gley oxydé, il y a, au contraire, prédominance des formes cris-

tallines du fer qui est alors oxydé (rapport faible - taches rouille). Dans le cas des pseudogleys, une partie du fer oxydé est héritée de la molasse.

Avec l'augmentation de l'activité biologique dans l'hydromull ou le mull, et la production accrue de CO_2 , on assiste à une mobilisation du calcaire et du fer ferreux produit en milieu réducteur, par le biais des bicarbonates et des acides organiques formés et accumulés en conditions d'anaérobiose (SCHAEFFER 1967). La nappe (voire la pluie) intervient ici en transportant ces éléments vers la profondeur (décarbonatation de l'horizon supérieur) ou, au contraire, vers la surface (recarbonatation et précipitation du fer ferrique sous forme d'hydrates ferriques dans l'horizon Go, bien aéré).

Dans les pseudogleys la dynamique du fer est restreinte et laisse peu de traces visibles (pas de marmorisation) en raison d'une nappe pluviale oxydante peu agressive. Dans ce cas, le pH neutro-alcalin et le manque de composés organiques complexants empêchent une mobilisation importante du fer et l'apparition des taches rouille et plages défermées typiques des pseudogleys, et ceci malgré un degré d'hydromorphie relativement important.

Mais il est probable aussi que cette discrétion des caractères morphologiques soit liée à la jeunesse des sols. REHFUESS (1981) décrit une situation comparable avec un pseudogley primaire sur marnes riches en calcaire, dont le pH élevé et le degré d'altération faible n'ont occasionné qu'une infime libération de fer et de manganèse (voir également MUECKENHAUSEN et ZAKOSEK 1961).

Azote. — Les teneurs en azote minéral sont généralement faibles : plus de 20 mg/100 g pour l'anmoor tourbeux et les tourbes (rôle de la densité apparente dans ce dernier cas!), et moins de 20 mg/100 g pour les autres humus. La valeur la plus importante, compte tenu des densités apparentes, se rencontre dans le gley réduit à anmoor tourbeux (39 mg/100 g dans l'humus), lequel est fréquemment inondé par le lac.

Malgré ces teneurs faibles, la production végétale aérienne est très forte (elle peut atteindre 500 g/m²/an) et la minéralomasse riche en azote (BUTTLER, 1987). Ce paradoxe s'explique en partie par la présence, dans la rhizosphère du roseau notamment, de bactéries aérobies fixatrices d'azote, se développant dans des microsites aérés du gley réduit (ARREGUIT, 1990).

Relation entre le sol et la végétation (TAB. III)

Déterminisme des associations végétales sur sédiments meubles profonds.

■ Indépendamment des variantes d'association, on constate que le *Caricetum elatae* et le *Cladietum marisci* colonisent les mêmes types de sols, soit la tourbe eutrophe et le gley réduit à anmoor. Ceci confirme les indications écologiques données par l'étude de la végétation

(BUTTLER & GALLANDAT, 1990). Le *Cladietum marisci* possède une large amplitude écologique, qui couvre à peu près celle du *Caricetum elatae*. Le fort pouvoir compétitif de *Cladium mariscus* fait que cette espèce est capable d'envahir les variantes sèches du *Caricetum elatae*, et même les variantes humides de l'*Orchio-Schænetum nigricantis*.

■ Les trois variantes du *Caricetum elatae* sont parfaitement individualisées par l'étude des sols. Les formes d'humus vont de la tourbe à l'anmoor tourbeux et à l'anmoor-hydromull. Ce dernier type caractérise la variante la plus sèche (var. à *Carex panicea*), dont nous avons déjà mentionné la tendance au *Caricion davallianae* (similarité avec les conditions écologiques de l'*Orchio-Schænetum nigricantis*).

■ Ce dernier présente, quant à lui, des caractéristiques pédologiques distinctes de celles du *Caricetum elatae* et du *Cladietum marisci*. Le gley est nettement plus oxydé et l'humus prend la forme d'un hydromull. L'affranchissement de l'eau est plus marqué (pas d'inondation par le lac), ce qui laisse supposer l'existence d'une série évolutive supra-aquatique. A cette dernière appartient également le *Molinietum caruleae* qui se développe sur un gley très oxydé, avec un humus de type mull.

Déterminisme des associations végétales sur molasse

■ Le *Cladietum marisci* et l'*Orchio-Schænetum nigricantis* se rencontrent sur des sols morphologiquement assez proches. Néanmoins, le type d'humus montre une différence sensible dans le régime hydrique : anmoor dans le premier cas, anmoor-hydromull dans le second.

■ Le *Molinietum caruleae* existe également sur pseudogley, mais de façon plus localisée (profil non décrit).

Séries évolutives. — De manière globale la correspondance est bonne entre la nature du sous-sol, le régime hydrique et la typologie des sols (TAB. III). Plusieurs des hypothèses présentées lors de l'étude de la végétation (BUTTLER & GALLANDAT 1990) sont confirmées par l'étude des sols :

D'une part la présence de deux systèmes différents selon la nature du substrat :

- sédiments meubles profonds avec gleys et tourbes,
- molasse avec pseudogleys.

D'autre part, l'existence de séries évolutives différentes selon le régime hydrique :

- série infra-aquatique avec tourbes ou gleys réduits à anmoor ou anmoor tourbeux,
- série supra-aquatique avec gleys oxydés humifères ou peu humifères, à humus de type hydromull ou mull.

En outre, l'hypothèse d'un envasissement du *Caricetum elatae* par le *Cladietum marisci*, ainsi que celle d'un passage direct du *Nymphaeion* au *Caricetum elatae*, sans groupement intermédiaire de type roselière, sont vérifiées.

TABLEAU III. — Principales caractéristiques écologiques des prairies humides

Substrat géologique	Type de nappe	Niveau de nappe (niv. moyen / fluctuation max. - cm)	Type de végétation	Type de sol	Carré permanent	Altitude	Condition stationnelle
Sédiments meubles, plus ou moins profonds	Phréatique, permanente	Élevé et très stable (-0,4 / 35,0)	Cladietum marisci, var. à <i>Carex hostiana</i>	Tourbe eutrophe	CM/tourbe	429,89	Dépôts lacustres sableux
			Caricetum elatae, var. à <i>Carex lasiocarpa</i>	Tourbe eutrophe sur anmoor	CE-lasioc.	429,81	Dépôts lacustres sableux
		Élevé mais fluctuant, avec inondations par le lac (0,9 / 98,0)	Caricetum elatae, var. à <i>Phalaris arundinacea</i>	Gley réduit à anmoor tourbeux	CE-Phal.	429,44	Dépôts sablo-limoneux lacustres
			Cladietum marisci, var. à <i>Carex hostiana</i>	Gley réduit à anmoor	CM-host.	429,65	Dépôts lacustres sableux
			Caricetum elatae, var. à <i>Carex panicea</i>	Gley oxydé humifère à anmoor-hydromull	CE-pan.	429,63	Dépôts lacustres et fluviaux limoneux
		Encore élevé, fluctuant, mais pas d'inondation par le lac (-15,0 / 90,0)	Orchio-Schoenetum nigricantis, var. à <i>Galium palustre</i>	Gley oxydé humifère à hydromull	OS-Gal.	429,83	Dépôts lacustres sablo-limoneux
		Profond, jamais d'inondation (-67,0 / >80,0)	Molinietum coeruleae	Gley oxydé peu humifère à mull	MO-host.	430,07	Dépôts alluviaux à dominance de sable
Socles surélevés de molasse	Pluviale, temporaire	Humidité durable (proximité du ruisseau) (-3,1 / 37,0)	Cladietum marisci, var. à <i>Carex hostiana</i>	Pseudogley primaire à anmoor	CM/molasse	431,62	Replat en pied de falaise avec socle
		Assèchement estival important (-7,2 / 32,0)	Orchio-Schoenetum nigricantis, var. typicum	Pseudogley primaire à anmoor-hydromull	OS-typ./molasse	431,50	molassique et placage morainique

Le principe dynamique très restrictif de la succession autogène semble être confirmé par l'étude des sols. Mais cet aspect devrait être repris en tenant compte des études pédologiques en cours dans les forêts. Toutefois, on constate déjà que le **phénomène de l'atterrissement par succession autogène ne concerne que la série infra-aquatique**. Celle-ci peut présenter, par conséquent, une série plus variée d'associations végétales qui se succèdent et contribuent au rehaussement du sol : *Potamogetonion - Nymphaeion - Phragmitetum communis - Caricetum elatae*, avec leurs variantes respectives.

Dans le cas de la série supra-aquatique, les sols n'accumulent guère de matière organique (humus actifs de type hydromull ou mull) et les associations végétales sont rapidement menacées par l'embroussaillage, surtout dans les milieux les plus secs (*Molinietum*).

Relation entre le sol, le régime hydrique et la végétation

Pour les gleys et les tourbes, la description des sols est parfaitement conforme à la classification des nappes (BUTTLER 1987 et TAB. III). On peut constater ainsi le rôle pédogénétique prépondérant de la dynamique de la nappe. De façon générale, sur sédiments meubles, les prairies humides de la série évolutive infra-aquatique sont caractérisées par une nappe élevée, stable ou fluctuante, mais avec des inondations importantes, notamment par le lac. Celles de la série évolutive supra-aquatique sont caractérisées par des nappes plus basses, très fluctuantes, et l'absence d'inondations directes par le lac.

Dans le cas des pseudogleys, la différence entre les deux types de sols est marquée par la persistance de l'humidité du sol : humidité durable dans l'anmoor et assèchement prononcé de l'anmoor-hydromull.

Il est à noter également que la discrimination des groupements se fait sur une différence d'altitude qui n'excède en général pas 10 cm, comme nous avons pu le voir grâce à des études détaillées de l'hydrodynamique et à un nivellement topographique précis (BUTTLER, 1987). Ceci prouve que très peu de chose, sur ce plan-là, séparent les types de végétation.

Mais, *a contrario*, deux groupements normalement séparés par cette petite différence de niveau peuvent aussi cohabiter à la même altitude. Dans ce cas, la différence se marque à l'intérieur du sol, par des profondeurs différentes affectées à des horizons plus imperméables. Tel est le cas du *Caricetum elatae* var. à *Carex lasiocarpa*, situé à côté et à la même altitude que l'*Orchio-Schænetum* var. à *Galium palustre*, mais dont la nappe est « retenue » près de la surface par un horizon de texture fine peu profond.

Deux aspects originaux des sols de la rive sud du lac de Neuchâtel

L'introduction a déjà présenté l'originalité globale des sols et son contexte. Il est intéressant, en conclusion, d'en accentuer les deux aspects suivants :

Diversité des sols. — Contrairement à bien des idées reçues, « jeunesse » d'un sol ne veut pas dire « monotonie » ou « évolution floue », voire encore « études pédologiques ennuyeuses » ! Évidemment, par rapport au pas de temps habituel de l'évolution pédologique (siècles à millénaires), 100 ans représentent peu de chose ! Mais ces 100 ans, s'ils ont à peine suffi - même dans les stations les plus sèches que sont les pinèdes (CORNALI, à paraître) - à amorcer la décarbonatation, ont malgré tout permis une grande diversification pédologique.

Contrairement aux sols aérés, cette évolution est le fait, non des constituants minéraux du sol (pas de décarbonatation, pas d'acidification, pas de lessivage, etc.), mais des constituants organiques, dont l'inertie de réaction est beaucoup plus faible.

C'est ainsi que dans une ambiance mésoclimatique, texturale et géochimique globalement presque uniforme mais hydrodynamiquement variée, s'est développée en peu de temps toute la gamme des humus du milieu calcaïque, de la tourbe eutrophe encore en formation au mor calcaïque sous certaines pinèdes, en passant par l'anmoor, l'hydromull, le mull et tous leurs intermédiaires.

La végétation explorant et influençant préférentiellement les horizons humifères, on voit toute l'importance à accorder à la connaissance précise des humus. Des recherches sont d'ailleurs en cours pour caractériser plus finement la matière organique (GOBAT, à paraître).

Le phénomène du décalage « morpho-fonctionnel ». — La modification - récente à l'échelle pédologique - du pédoclimat, par l'abaissement du niveau des lacs à la fin du XIX^{ème} siècle, a provoqué un soudain hiatus entre la morphologie du sol et son fonctionnement.

Issue d'une évolution qui s'est déroulée en conditions beaucoup plus hydromorphes, la première s'est soudain trouvée en porte-à-faux avec les nouvelles conditions pédoclimatiques. Selon sa situation, tel matériau autrefois sous l'eau en permanence subit actuellement des périodes d'assèchement prolongées ; tel autre, correspondant autrefois à une zone d'inondation régulière par le lac, n'en est aujourd'hui plus jamais atteint. Citons, par exemple, les sols d'une frénale à bouleau (BUECHE, à paraître), constitués en profondeur d'une ancienne tourbe eutrophe à roseaux, aujourd'hui exondée 9 mois sur douze et en voie de minéralisation.

Les sols de cette rive présentent ainsi un éventail très large de l'intensité du décalage entre morphologie et fonctionnement. Cela va de sols dont les constituants (au moins leur apparence !) n'ont pas « bougé » depuis 100 ans - certaines tourbes -, jusqu'à des sols dont aucune trace de l'état précédent n'est plus visible - telles les tourbes eutrophes récentes en formation directe sur des dépôts de sables lacustres.

Il est à remarquer que la vitesse d'effacement des conditions anciennes n'est pas corrélée avec l'altitude au-dessus du lac. On ne peut pas dire que les zones les moins soumises aux inondations évoluent le plus vite, ou vice-versa. La vitesse de transformation de ces sols est plutôt fonction du matériau d'origine et du comportement de chaque nappe, à l'endroit du profil. Ceci confirme indirectement le comportement relativement indépendant des nappes par rapport à celui du lac (BUTTLER, 1987). Il existe des profils très hydromorphes situés plus haut en altitude que des profils plus secs !

Le sol subit ainsi depuis 100 ans une double évolution :

- un effacement progressif de l'état ancien et de ses « signatures », plus ou moins rapide selon ce qu'il était au départ et selon les conditions actuelles (p. ex. tourbe fibreuse en voie de minéralisation, atténuation de la stratification des dépôts) ;

- un affermissement de ses caractères modernes, plus ou moins rapide en fonction du type et de l'état des caractères anciens hérités et selon les conditions actuelles (p. ex. taches de fer oxydé, légère décarbonatation superficielle)

Le sol actuel peut donc être perçu comme un mélange de deux « sols », séparés par un « saut » des conditions écologiques, mais reliés par une évolution constante et graduelle. Les profils décrits actuellement offrent une image composite de caractères et processus, dont certains sont hérités et d'autres actuels.

Une étude consacrée à la mesure de ce décalage « morpho-fonctionnel » et de son intensité devrait être entreprise ; elle donnerait à coup sûr des renseignements très intéressants sur la persistance de l'état pédologique antérieur et sur la validité des « signes » qui le trahissent (structures typiques, restes végétaux, macromolécules organiques conservées, types d'argiles, nodules ferro-manganiques ...).

Gestion des marais et protection des sols

Grâce à cette étude pédologique il apparaît clairement que lors de la gestion et de l'entretien des marais, il faut tenir compte non seulement de la végétation, mais également des sols. La simple définition d'une association végétale n'est pas suffisante pour caractériser le milieu. La diversité des sols et les phénomènes évolutifs qui leur sont liés (minéralisation de la matière organique notamment) constituent des éléments susceptibles d'adapter les traitements aux milieux. On sera notamment très attentif aux faibles différences de niveaux qui passent souvent inaperçues dans des traitements à grande échelle (fauchage par exemple).

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier de leur collaboration MM. J.-L. RICHARD, J.-D. GALLANDAT, J.-C. VÉDY et P. LÖSCHER, professeurs, ainsi que Melles C. CACCIA, M. GAFNER, MM. Ph. CORNALI, M. BUECHE, J.-P. DUBOIS, J.-D. TEUSCHER et Chr. ROULIER. Ce travail a été partiellement subventionné par le Fonds national suisse de la recherche scientifique.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (S.E.), GRIMSHAW (H.M.), PARKINSON (J.A.) et QUARMBY (C.), 1974.- *Chemical analysis of ecological materials*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 566 p.
- ANTONIAZZA (M.), MANUEL (F.), RENEVEY (B.), 1991. *La Grande Carrière : les rives sauvages du lac de Neuchâtel*. Ed. 24-heures, Lausanne, 247 p.
- ARREGUIT (M.), 1990.- *Etude de la fixation d'azote dans la rhizosphère du roseau (Phragmites communis)*. Trav. lic. Univ. Neuchâtel.
- AUBERT (G.), 1978.- *Méthodes d'analyses des sols*. Centre National de Documentation Pédagogique, Marseille, 191 p.
- BUECHE (M.), en préparation.- *Écologie des forêts feuillues de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse)*. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel.
- BUTTLER (A.), 1983.- *La rive sud du lac de Neuchâtel*. Bull. Groupe Travail pour l'Enseignement de l'Écologie - ECO-Informations 8 : 1-16.
- BUTTLER (A.), BUECHE (M.), CORNALI (Ph.) et GOBAT (J.-M.), 1985.- *Historischer und ökologischer Ueberblick über das Südstufer des Neuenburger Sees, Telma (Hammovet) 15 : 31-42*.
- BUTTLER (A.), 1987.- *Étude écosystémique des marais non boisés de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse) : phytosociologie, pédologie, hydrodynamique et hydrochimie, production végétale, cycles biogéochimiques et influence du fauchage sur la végétation*. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel, 284 p.
- BUTTLER (A.) et GALLANDAT (J.-D.) 1990.- *Phytosociologie des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse) et modèle de succession autogène*. Phytocenologia, 18 : 129-158.
- CORNALI (Ph.), en préparation.- *Écologie des pinèdes de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse)*. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel.
- DUCHAUFOR (Ph.), 1977.- *Pédologie. I. Pédogenèse et classification*. Ed. Masson, Paris, 477 p.
- GOBAT (J.-M.), à paraître.- *Évolution de la matière organique des sols de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse)*. Université de Neuchâtel.
- LOUSTAU (M.), 1984.- *Morphologie et fonctionnement biodynamique de quelques humus hydromorphes de l'Est de la France*. Thèse de doctorat, Université de Nancy I, 150 p.
- MUECKENHAUSEN (E.), 1985.- *Die Bodenkunde (3^{ème} éd.)*. DLG Verlag, Frankfurt am Main, 579 p.
- MUECKENHAUSEN (E.) et ZAKOSEK (H.), 1961.- *Das Bodenwasser*. Neuzbl. hess. L.-Amt Bodenforschung, 89 : 400-414, Wiesbaden.
- REHFUESS (K.E.), 1981.- *Waldböden - Entwicklung, Eigenschaften und Nutzung*. Pareys Studententexte 29, Verlag P. Parey, Hamburg u. Berlin, 193 p.
- RICHARD (F.), LUESCHER (P.) et STROBEL (T.), 1978/81/83 : *Physikalische Eigenschaften von Böden der Schweiz I, II, III*. Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen, Birmensdorf (Schweiz).
- ROUILLER (J.), 1981.- *Analyses des sols - Techniques de laboratoire*. Centre de Pédol. Biol. C.N.R.S., Note techn. 32.
- SCHAEFER (R.), 1967.- *Caractères et évolution des activités microbiennes dans une chaîne de sols hydromorphes mésotrophiques de la plaine d'Alsace*. Rev. Ecol. Biol. Sol. 4 (Paris), : 385-437, 567-592.

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE ÉCOLOGIQUE D'ANOPHELES LABRANCHIAE AU MAROC : ACTIVITÉ DES IMAGOS ET DYNAMIQUE DES STADES PRÉ-IMAGINAUX DANS LA RÉGION DE SIDI BETTACHE*

⁽¹⁾ Gérard METGE

Laboratoire d'Écologie, Institut National d'Études Supérieures de Biologie B P 358 RP 13000-Tlemcen, Algérie

⁽¹⁾ Adresse actuelle : Biologie animale et écologie, Faculté des Sciences et techniques de Saint Jérôme,
av Esc Normandie Niemen, Case 331, 13 397 - Marseille Cédex 13, France

SUMMARY (original paper)

AN ECOLOGICAL STUDY OF *ANOPHELES LABRANCHIAE* IN MAROCCO. ACTIVITY OF ADULTS AND DYNAMICS OF LARVAE IN THE SIDI BETTACHE AREA. The behaviour of *Anopheles labranchiae* adults and the dynamics of the aquatic larvae have been studied in two temporary pools in the western part of Morocco. Results concerned the spatial range of activity of adults, the localisation of their resting places, the orientation of females before egg laying in the pools (dayas). The number of generations and the development of larvae are depending on the water-level dynamics, which differs between dayas, according to their morphology, soil permeability and human use.

KEY WORDS . *Anophelinae* . *Anopheles labranchiae* . Malaria. Population dynamics . Behaviour. Temporary pool. Western Morocco.

RÉSUMÉ (travail original)

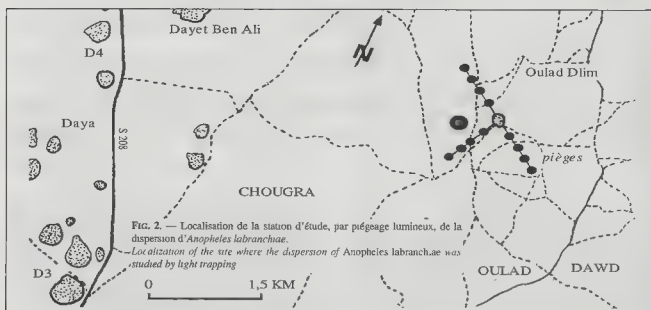
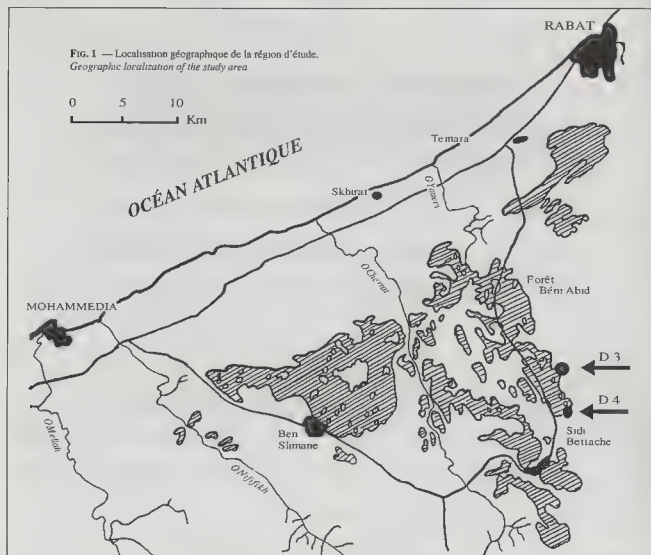
L'étude du comportement des imagos et de la dynamique des stades aquatiques d'*Anopheles labranchiae* dans deux mares temporaires de la partie occidentale du Maroc, met en relief des résultats susceptibles d'être exploités dans la lutte anti-vectorielle. Le rayon d'action des imagos, la distribution spatiale des gîtes de repos, le tropisme de ponte, en relation avec la typologie des dayas et l'influence des seuls thermiques dans la reprise d'activité, apportent des renseignements originaux sur l'écophase aérienne. La dynamique du plan d'eau, dépendante du degré de perméabilité des dayas et l'influence du facteur thermique régissent le nombre de générations et le développement des stades larvaires.

MOTS CLÉS . *Anophelinae* . *Anopheles labranchiae* . Paludisme. Écologie. Dynamique de population. Comportement. Mare temporaire. Maroc occidental.

INTRODUCTION

L'étude écologique d'*Anopheles labranchiae* présente à la fois un objectif économique et sanitaire car *A. labranchiae* est considéré dans la partie septentrionale du Maroc comme le principal vecteur du paludisme. Actuellement, l'endémie palustre est très faible sur l'ensemble du territoire marocain grâce à la lutte antipaludique, mais, sous

l'influence de circonstances climatiques favorables au développement anophélien, elle peut provoquer de brutales « bouffées » épidémiques. Il importe donc de continuer un contrôle prophylactique constant ainsi qu'une lutte appropriée contre le vecteur. Nos recherches concernant l'activité des imagos et la dynamique des stades pré-imaginaux d'*A. labranchiae* s'inscrivent dans cette perspective.



Elles ont été réalisées dans la région de Sidi Bettache, à l'est de la forêt de Beni Abid (FIG. 1).

Les deux mares temporaires (appelées localement dayas), choisies comme stations de référence, l'ont été en fonction de critères physiques et biotiques (METGE, 1986). En particulier, la daya D3 est plus sujette aux assecs que la daya D4, et fait davantage l'objet de prélèvements par les hommes et les troupeaux que celle-ci.

OBSERVATIONS SUR L'ÉCOLOGIE DES IMAGOS

La dispersion à partir des gîtes larvaires

De nombreux travaux concernant divers aspects de la dynamique de populations d'Anophèles ont été réalisés par marquage et recapture (CHANT, 1946 ; REEVES *et al.*, 1948 ; DRAPER & DAVIDSON, 1953 ; GILLIES, 1961 ; ABDEL MALEK & ABDEL AAL, 1966 ; HOBBS *et al.*, 1974). L'utilisation du phosphore radioactif pour l'étude des larves est déjà ancienne (HASSETT & JENKINS, 1949), tandis que l'emploi d'une poudre fluorescente (610/creen MS-S15509) pour l'étude des adultes est bien plus récente (CROZET *et al.*, 1980).

Pour des raisons matérielles, aucune de ces deux techniques n'a pu être appliquée dans le cadre de notre travail. En nous référant aux résultats obtenus par BAILLY-CHOUMARA (1968, 1973), qui a utilisé le piégeage lumineux pour capturer *A. labranchiae*, nous avons choisi cette méthode pour repérer les déplacements des adultes, mâles et femelles, à partir d'une daya aussi isolée que possible, ceci afin de réduire le risque de capturer des individus issus d'autres gîtes larvaires. Une daya située à 6 km à l'est de mares D4 et D3, entre Oulad Dlim et Al Ara'a répondant à cette exigence ; douze pièges de construction artisanale ont été distribués selon trois axes (nord-ouest, sud-sud-est, sud-sud-ouest) à des intervalles de 200 mètres (FIG. 2), un treizième piège étant placé au niveau de la mare. Chaque piège a été contrôlé quotidiennement pendant 15 jours. Le faible rendement des pièges nous a permis d'obtenir des résultats seulement qualitatifs, mais nets, confirmés par ceux de captures sur appât humain faites à diverses reprises par cycles de 24 heures.

Les imagos mâles ont été exclusivement capturés au niveau même de la mare. En revanche, les femelles manifestent une certaine capacité de dispersion, moindre cependant que ne le laisseraient supposer les indications de SENEVET & ANDARELLI (1956), qui signalent des portées de vol de l'ordre de 1,5 à 5 km. En effet, sur l'ensemble des axes, les femelles ne s'éloignent pas au-delà de 400 m et les maximums de captures se situent à 200 m. D'après nos observations, l'activité des femelles est exclusivement nocturne ; l'humidité relative de l'air doit atteindre au moins 80 %, mais vers 100 %, l'activité devient très réduite. Elle l'est également par temps relativement sec (humidité relative de l'ordre de 50 à 60 %).

Les gîtes de repos et leur répartition spatiale

Les gîtes de repos sont des habitats permettant aux imagos soit de passer l'hiver, période climatiquement difficile du fait des températures, à l'état de vie ralentie (habitats permanents), soit de s'abriter le jour pendant la période de vie active (habitats temporaires).

Dans les régions rurales, les habitations, les étables et autres bâtiments offrent des gîtes de prédilection aux femelles adultes, mais qui manquent presque totalement aux environs de la forêt de Beni Abid. Les gîtes de repos doivent être recherchés dans des habitats naturels. Des travaux récents sur les milieux formés par l'eau de pluie qui s'accumule dans des cavités d'arbres ont permis de déceler la présence d'imagos d'*A. labranchiae* dans des cavités de chênes-lièges (*Quercus suber*) (METGE & ELALAOUI, 1987). Dans les groupements forestiers, les dénombrements ont montré que 5 à 10 % des arbres possèdent des cavités, alors qu'il n'en existe que 0,1 à 0,2 % dans les groupements préforestiers et aucun dans les matotalls arborés. Ce gradient décroissant résulte de l'évolution régressive des groupements végétaux, conjuguée aux effets de l'élagage des arbres de 6 à 8 m de haut (METGE *et al.*, sous presse).

Des adultes d'*A. labranchiae* ont été trouvés dans 70 % des cavités prospectées, ce qui montre l'importance de ces microhabitats pour l'espèce. Cependant, le nombre d'individus recensés par cavité n'est jamais très élevé : en hiver (décembre à janvier), il est de 15 à 20 individus (exclusivement des femelles) ; en été (juillet-septembre), il varie de 5 à 10 individus des deux sexes, les mâles étant toutefois présents en très faible proportion (5 %).

La reprise d'activité post-hivernale et l'orientation du comportement de ponte

Les prospections effectuées de 1981 à 1984 dans la daya D4 ont révélé la présence des premières générations de larves (stade 1) pratiquement à la même période (fin février, début mars) chaque année. En revanche, il faut attendre pratiquement un mois (début avril) pour constater la présence de larves de stade 1 dans la mare temporaire D3. Afin de déterminer quels étaient les facteurs susceptibles d'expliquer une telle régularité, nous avons enregistré, du 15 janvier au 6 avril 1984, la température de l'air, de l'eau, du sol et l'humidité relative de l'air pour les deux mares, ainsi que la température de l'air d'un gîte de repos (creux d'arbre) en périphérie de la daya D4.

La durée de l'étude (4 mois) ne permettant pas de laisser en place des appareils enregistreurs (risques de détérioration par le bétail, de chapardage...). Il convenait donc de définir au préalable la fréquence des mesures. En hiver et au début du printemps, l'élévation de la température est relativement lente ; les variations marquées qui peuvent apparaître sont généralement trop brèves pour avoir une incidence sur l'arrêt de l'état de vie ralentie des imagos. Par conséquent, une série de mesures effectuées seulement

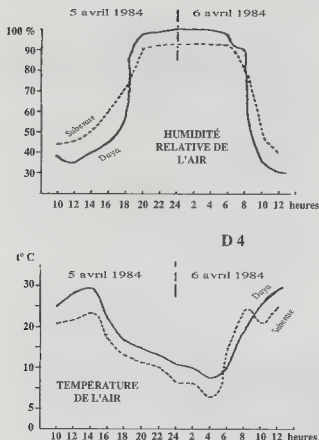


FIG. 3. — Température et humidité relative de l'air, pendant un cycle de 24 heures au niveau de la daya D4 et dans la suberça voisine.
Air temperature and moisture during a 24 hours cycle, near the daya D4 and inside the neighbouring Quercus suber forest

tous les 8 ou 12 jours doit suffire pour caractériser de manière satisfaisante l'évolution thermique.

Les températures ont été mesurées à 6 heures et à 12 heures, ce qui correspond approximativement aux minimums et maximums journaliers ainsi qu'aux valeurs extrêmes de l'humidité relative de l'air (FIG. 3).

Résultats

La figure 4 rassemble les résultats obtenus. Jusqu'au 28 février, les femelles sont au nombre de 17 à 20 par cavité dans les creux d'arbres ; du 6 mars au 20 mars, ce nombre n'est plus que de 4 à 7 ; du 29 mars au 6 avril, on ne trouve plus que 1 à 2 femelles par cavité. C'est le 6 mars qu'apparaissent les premières femelles sur la daya D4 et de premières pontes y sont observées le 9 mars. En revanche, dans la daya D3 perturbée par un assèchement entre le 28 février et le 20 mars, les premières pontes ne sont observées que le 6 avril.

La reprise d'activité des femelles, après la période hivernale de vie ralentie, est donc clairement associée à une élévation sensible de la température de l'air dans les gîtes de repos. Sans doute les modalités temporelles de cette élévation doivent-elles varier d'un gîte à l'autre, selon leur

position dans les arbres, qui conditionne leurs conditions d'éclairement. Dans le gîte étudié, la température de l'air à 6 heures s'accroît en février de façon plus prononcée que la température de l'air mesurée à la même heure au-dessus de la mare ; ceci montre que les cavités des arbres accumulent peu à peu de la chaleur. Le facteur thermique joue donc vraisemblablement un rôle dans l'activation des femelles abritées dans ces cavités, mais on ne peut exclure un effet de l'allongement de la photopériode.

Quittant les gîtes de repos dispersés dans les zones boisées, les femelles recherchent pendant la nuit des mares pour pondre. L'orientation de leurs déplacements vers celles-ci pourrait être déterminée par des différences de températures (CHAUVIN, 1956), à condition que l'eau des mares soit alors à une température plus élevée que celle de l'air. Les résultats obtenus sont compatibles avec cette hypothèse. Les femelles apparaissent au niveau de la mare D4 après une période de sensible augmentation de la température minimale de l'air entre le 16 février et le 6 mars, mais la température de l'eau à 6 heures évolue parallèlement et se maintient supérieure de 2 à 3°C à celle de l'air (FIG. 4). Dans la mare D3, après la remise en eau à partir du 20 mars, la température de l'eau à 6 heures ne devient supérieure à celle de l'air qu'entre le 29 mars et le 6 avril et c'est seulement à cette dernière date que les premières pontes sont notées : alors que les conditions thermiques de l'air favorables à l'activité des femelles (minimum de l'ordre de 10°C, maximum de l'ordre de 20°C) existaient depuis quelques semaines, la mare D3 n'aurait été attractive qu'une fois la température de l'eau redevenue la nuit supérieure à celle de l'air.

Ce mécanisme jouerait essentiellement au début de la période post-hivernale. En effet, à partir du mois de mai, la température nocturne de l'air est devenue supérieure à celle de l'eau, ce qui n'empêche pas les pontes de se produire dans toutes les dayas, où les adultes ont partout des effectifs élevés.

L'ÉCOPHASE AQUATIQUE

Méthodes

L'étude de la dynamique d'une population d'anophèles en écophasse aquatique ne peut se concevoir sans aborder l'aspect quantitatif de la ponte, mais l'évaluation des effectifs des œufs est délicate. Un filet Langeron de 20 cm de diamètre a été utilisé. Pour tenir compte de la distribution fortement agrégative des œufs et de leur faible densité en période de « hautes eaux », le nombre de prélèvements a été fixé en fonction d'une hauteur d'eau de référence, de 5 cm à 40 cm, de la façon suivante : pour 5 cm, prospection de 8 m² (déplacement du filet 5 fois sur une distance de 1 m dans 8 secteurs différents de la mare), pour 10 cm, prospection de 16 m², pour 15 cm, prospection de 24 m², etc., jusqu'à 64 m² pour une profondeur de 40 cm.

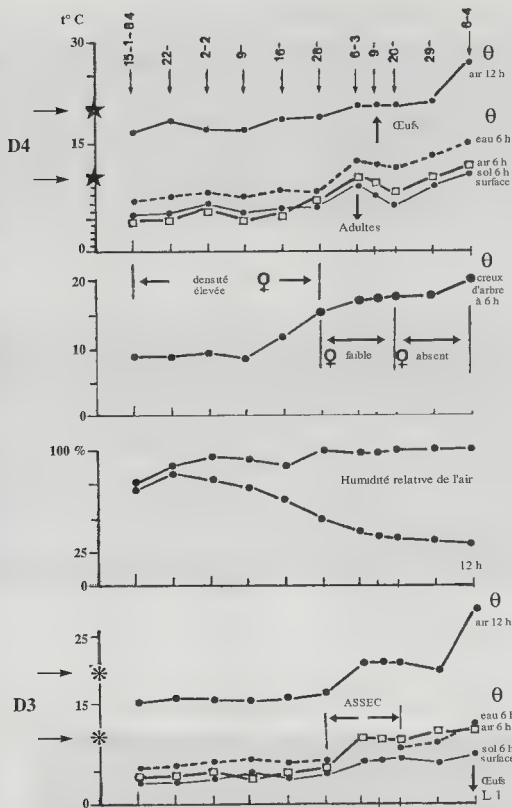


FIG. 4. Les premières périodes de pontes d'*Anopheles labranchiae* et l'évolution de l'humidité relative de l'air, de la température dans les gîtes de repos des femelles adultes, des températures au niveau de la daya D3 et de la daya D4.
First egg laying periods of *Anopheles labranchiae* and evolution of air moisture of temperature inside of the resting places of adult females, of temperatures of air, water and soil surface for D3 and D4 days

La méthode d'extraction utilisée est celle mise au point par GABINAUD (1975) à partir de celles de plusieurs auteurs. Elle comporte trois étapes, les œufs étant successivement isolés par tamisage en milieu liquide des particules de taille différente, par flottation dans une solution saturée de chlore de sodium pour éliminer les particules de densité supérieure, enfin par tri manuel sous loupe binoculaire. Les effectifs enregistrés, qui incluent les œufs viables ou non, mais pas les œufs éclos (dont la proportion dans les échantillons est inférieure à 1 %), sont exprimés en nombre d'œufs par m² puis extrapolés en fonction de la surface de la mare.

L'estimation des effectifs des larves peut faire appel à différents procédés. Les méthodes de capture, marquage, recapture, permettant d'appréhender la dynamique d'une population larvaire utilisent comme marqueurs des colorants (ZETEK, 1913 ; PAL, 1947) ou des radio-isotopes (HASSETT & JENKINS, 1949). La première application du marquage à l'évaluation de la taille des populations larvaires de moustiques est due à BALDWIN *et al.* (1955), dont WELCH (1960) a amélioré la méthode. RIOUX *et al.* (1968) ont utilisé le marquage au phosphore radioactif et SERVICE (1968) le marquage à la rhodamine B. Ces deux marqueurs n'étant pas disponibles au Maroc, nous avons dû réaliser un marquage et un protocole d'évaluation des populations quelque peu différents. Des observations sur le comportement des larves ont permis de constater qu'elles séjournent le plus longtemps à la surface de l'eau, l'absence de siphon respiratoire et la présence de soies palmées favorisant leur maintien horizontal en position. De ce fait, il a semblé possible d'évaluer quantitativement les populations larvaires au moyen d'un échantillonnage par prélèvements, sous réserve d'en vérifier la fiabilité. En avril 1983, nous avons effectué un premier marquage d'un effectif larvaire connu (1200 larves de L2 à L4) à l'aide d'un mélange de poudre de murexide 50 % et de rouge neutre 50 %, à raison de 1 mg/litre d'eau. Les larves (100) placées dans des bocal 1/2 litre pendant 48 heures, ont ensuite été lâchées dans le milieu naturel, suivant un protocole défini par PAPIEROK (1972) : « le lâcher ne peut se faire qu'en fonction de la répartition des individus capturés ». La recapture, 24 heures

après, à l'aide d'un filet Langeron de 20 cm de diamètre déplacé sur une longueur d'un mètre (8 répétitions) a permis de calculer l'effectif de la population à partir de l'indice de LINCOLN (1930) et WELCH (1960). Le résultat obtenu est de 5400 ± 157 larves (TAB. I).

Connaissant ainsi l'effectif de la population larvaire présente, nous avons testé la précision de l'échantillonnage d'une part à l'aide d'une enceinte cylindrique, d'autre part à l'aide du filet Langeron.

Les estimations résultant des échantillons prélevés avec le cylindre étant toujours inférieures de 30 à 50 % à celle obtenue par marquage, cette technique n'a pas été retenue.

Les prélèvements à l'aide du filet Langeron sont beaucoup plus pratiques à effectuer, le tri est plus aisé et les dommages provoqués sur les larves sont insignifiants. Pour en tester la précision, le protocole suivant a été adopté.

Sur 8 axes, correspondant aux rayons d'un cercle matérialisé par la daya, positionnés par rapport aux points cardinaux, Nord, Nord-Est, Est, etc, le filet (de 20 cm de diamètre) est déplacé 5 fois sur une distance de 1 mètre, soit une surface prospectée de 1 m² par axe, donc au total 8 m². L'opération a été répétée quatre fois. Compte tenu du comportement des larves, toujours proches de la surface, le nombre d'individus récoltés est exprimé par unité de surface et non par unité de volume.

Les estimations obtenues (TAB. II) présentent des écarts de l'ordre de 10 à 21 % par rapport à l'effectif estimé par marquage, soit un écart moyen de 17 %. La moyenne des quatre estimations est de 5376 individus, valeur remarquablement proche de celle obtenue par marquage. L'échantillonnage au filet Langeron est donc satisfaisant. Il en conséquence été mis en œuvre de façon périodique dans les days D3 et D4, du 9 mars au 8 juin 1984.

Résultats

Les résultats consignés dans le tableau III correspondent aux effectifs des stades pré-imaginaux, extrapolés en fonction de la surface du plan d'eau du 9 mars 1984 au 8 juin 1984, pour les days D3 et D4.

De façon générale, il permettent de distinguer clairement des cohortes successives et font ressortir les consé-

TABLEAU I. — Résultats de l'expérience de capture-marquage (recapture des larves d'*Anopheles labranchiae* en vue de l'estimation de leur effectif)
Results of mark and recapture experiment for the estimation of the number of *Anopheles labranchiae* larvae

Effectif capturé marqué	Nombre d'individus de l'échantillon capturés la deuxième fois (marqués et non marqués)									Nombre d'individus marqués capturés la deuxième fois									
M	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	ΣEN	ml	m2	m3	m4	m5	m6	m7	m8	ΣEM	N Calculé
1200	16	2	0	4	5	1	8	9	45	2	0	0	1	2	0	3	2	10	5400 ± 157

TABLEAU II. — Résultats de l'estimation de l'effectif des larves d'*Anopheles labranchiae* par capture au filet Langeron.
Results of the sampling with Langeron net for the estimation of the number of *Anopheles labranchiae* larvae

Numéro des échantillons Prélèvements	1	2	3	4	5	6	7	8	E	Extrapolation Daya = 920 m ²
PI	3	4	0	15	0	8	6	4	40	4600
PII	1	6	0	12	0	10	1	8	38	4370
PIII	5	8	0	7	1	8	9	14	52	5980
PIV	6	3	0	10	0	17	12	9	57	6555

TABLEAU III. — Evolution des effectifs des stades pré-imaginaux d'*Anopheles labranchiae* dans les dayas D4 et D3.
Number evolution of pre-adult stages of *Anopheles labranchiae* in D4 and D3 temporary pools

MARE TEMPORAIRE D4							MARE TEMPORAIRE D3						
DATE	T°C eau 14 H	Surface en m²	Oeufs	Larves L1, L2	Larves L3-L4	Nymphes	T°C eau 14 H	Surface en m²	Oeufs	Larves L1, L2	Larves L3-L4	Nymphes	
09.03	22,5	1300	47300	0	0	0	/	/	/	ASSEC	/	/	
20.03	13	13300	28700	14940	0	0	13,5	5400	0	0	0	0	
29.03	18	17700	6600	13260	8840	0	14	11800			0	0	
06.04	23	15000	0	3750	9375	3750	19	2900	14842	3982	0	0	
13.04	21	12200	94550	18300	0	0	24	1000	35000	12000	3000	0	
22.04	23	6100	15240	41910	7620	0	/	/	/	ASSEC	/	/	
27.04	23	2000	0	1000	27000	5000	/	/	/	ASSEC	/	/	
06.05	25	1300	5994	0	1944	3078	26	2900	55024	0	0	0	
10.05	9	25400	120650	3175	0	3175	10	11800	13275	4425	0	0	
17.05	19	22000	30250	27500	5500	0	18	7800	0	7800	2925	1950	
24.05	17	31000	0	0	7750	0	18	24000	99000	0	6000	1500	
31.05	23,5	21000	34125	7875	0	5250	26	19000	40375	38000	16625	0	
08.06	22	16132	141120	34272	16128	6048	28	14000		24500	17500	3500	

quences des différences entre les deux dayas sur le fonctionnement des populations. Dans la mare D4, où les pontons ont commencé plus tôt, quatre cohortes se sont succédées au cours de la période d'étude, chacune produisant des nymphes dans des proportions nettement plus élevées que dans la mare D3, où ne se sont développées que trois cohortes, la première détruite par un assec avant même d'avoir produit des nymphes.

Outre l'effet direct de l'assèchement, la régression rapide du plan d'eau de la daya D3 provoque le piégeage de larves dans de toutes petites collections d'eau périphérique où la prédation peut jouer un rôle déterminant. Elle est due essentiellement à des Hémiptères et Coléoptères. Ces insectes jouent évidemment aussi un rôle dans la daya, avec une intensité qui s'accroît au fur et à mesure de leur arrivée, mais peut être limitée par la turbidité (METGE, 1986).

Plus intense dans la daya D3 qu'en D4, le prélèvement d'eau à des fins ménagères et par les bovins qui viennent boire régulièrement est également un facteur de régression des populations. Nos observations montrent qu'une soixantaine de larves sont prélevées par hectolitre.

CONCLUSIONS

Les observations rassemblées sur les écophases terrestre et aquatique d'*Anopheles labranchiae* éclairent l'écologie encore mal connue de cette espèce dans le Maroc occidental.

La cartographie des écosystèmes forestiers et de leurs différents stades de régression devrait permettre un cadrage général de la répartition de l'espèce, qui doit être liée à une densité suffisante de gîtes naturels de repos,

donc d'arbres porteurs de cavités. La présence de l'espèce est ensuite liée, évidemment, à celles de mares temporaires où les femelles puissent venir pondre et les stades aquatiques se développer. Les observations faites sur l'orientation des femelles quittant leurs gîtes hivernaux comme les indications recueillies sur la portée de vol des adultes émergeant des mares suggèrent que les populations doivent rester concentrées dans un périmètre assez restreint autour des mares temporaires.

Les données recueillies sur les conditions climatiques déterminent l'arrêt de la période hivernale de vie ralentie des femelles adultes et sur celles qui permettent les premières pontes, ainsi que l'étude de la cinétique des populations larvaires dans des mares à fonctionnement différents, permettant de cerner certains mécanismes clés de la dynamique des populations d'*Anopheles labranchiae*.

L'ensemble de ces informations, qui mériteraient évidemment d'être renforcées par de nouvelles études sur le terrain, avec en particulier l'analyse plus fine du déterminisme de certains processus, donne déjà une image de la distribution spatiotemporelle d'*Anopheles labranchiae* susceptible d'être utilisée dans l'organisation de la lutte contre le vecteur du paludisme.

BIBLIOGRAPHIE

- ABDEL-MALEK, A. & ABDEL-AAL, M., 1966. — Study of the dispersion and flight range of *Anopheles sergenti* Theob. in Siwa oasis using radio active isotopes as markers. *Bull. Wild. Hlth. Org.*, 35 : 968-973.
- BAILLY-CHOUMARA, H., 1968. — Contribution à l'étude des moustiques du Maroc (*Diptera Culicidae*). Six espèces nouvelles pour le pays. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. Méd.* 6, 20 : 139-144.
- BAILLY-CHOUMARA, H., 1968. — Étude préliminaire d'une récolte d'*Anopheles labranchiae* par piège CDC, réalisée dans la région de Larache, Maroc. *Bull. O.M.S.*, 49 : 49-55.
- BALDWIN, W.F., JAMES, H.G. & WELCH, H.E., 1955. — A study of predators of mosquito larvae and pupae with a radioactive tracer. *Cah. Ent.*, 87 : 350-356.
- CHANG, H.T., 1946. — Studies on the use of fluorescent dyes for marking *Anopheles quadrimaculatus*. *Mosquitoes News*, 6 : 122-125.
- CHAUVIN, R., 1956. — *Physiologie de l'Insecte*. Inst. Nat. Rech. Agr., 1 : 1-917.
- CROSET, H., ARNAUD, D., GUILVARD, E. & GABINAUD, A., 1980. — Dispersion, âge chronologique et âge physiologique d'une population marquée d'*Aedes (O.) cataphylla* DYAR (1916) (*Diptera, Culicidae*). *Vie et Milieu*, 30 : 65-73.
- DRAPPER, C.C. & DAVIDSON, G., 1953. — A new method of estimating the survival rate of *Anopheles mosquitoes* in nature. *Nature*, 172 : 490-503.
- GABINAUD, A., 1975. — *Écologie de deux Aedes halophiles du littoral méditerranéen français. Aedes caspius - Aedes detritus* (Nematocera, Culicidae). *Utilisation de la végétation comme indicateur biotique pour l'établissement d'une carte écologique. Application en dynamique des populations*. Thèse d'Etat, Université de Montpellier : 402 p.
- GILLIES, M.T., 1961. — Studies on the dispersion and survival of *Anopheles gambiae* Giles in East-Africa, by means of marking and release experiments. *Bul. ent. res.*, 52 : 99-127.
- HASSETT, C.C. & JENKINS, D.W., 1949. — Production of radioactive mosquitoes. *Sciences*, 110 : 109-110.
- HOBBS, J.H., LOWE, R.E. & SCHECK, C.E., 1974. — Studies of flight range and survival of *Anopheles albimanus* Wiedmann in El Salvador. Dispersal and survival during the dry season. *Mosquitoes News*, 34 : 389-394.
- LINCOLN, F.C., 1930. — Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. U.S.D.A. circ., 118 : 1-4.
- METGE, G., 1986. — Étude des écosystèmes hydromorphes (daya, merja) de la Meseta occidentale marocaine. Typologie et synthèse cartographique à objectif sanitaire appliquée aux populations d'*Anopheles labranchiae* (Falleroni, 1926) (*Diptera, Culicidae, Anophelinae*). Thèse d'Etat, Aix-Marseille III : 280 p.
- METGE, G. & EL ALAOU, M., 1987. — Étude de la dynamique des populations d'*Aedes echinus* (Culicidae dendrolimninae) en écophase aquatique, au Maroc. *Annls. Limnol.*, 23, 2 : 129-134.
- METGE, G., PICHOT, J.P., CUZIN, F. & RAMDANI, M., (sous-pression). — Contribution à l'étude des milieux naturels au Maroc. Morphogénèse et dynamique morphométrique des dayas de la forêt de Beni Abid (Pays Zaer) en situation semi-aride. *Bull. Inst. Scient. Rabat* : 11.
- PAL, R., 1947. — Marking mosquitoes with fluorescent compounds and watching them by ultra-violet light. *Nature, London*, 160 : 298-299.
- PAPIEROK, B., 1972. — *Dénombrement de populations larvaires de Culicidae* (*Diptera, Culicidae*). *Estimations comparées de l'efficacité de populations larvaires d'Aedes cataphylla* (Dyar) et d'*Aedes detritus* (Haliday) dans le Sud de la France, et de l'aide de la méthode de « capture, marquage, recapture » et de la méthode utilisant le coup de louche ou « dipping ». Thèse 3^{ème} cycle, Université de Paris VI : 133 p.
- REEVES, W.C., BROOKMAN, B. & HAMMON, W.M., 1948. — Studies on the flight range of certain *Culex* mosquitoes, using a fluorescent-dye marker, with notes on *Culiseta* and *Anopheles*. *Mosquitoes News*, 8 : 61-69.
- RIOUX, J.A., CROSET, H., SUQUET, P. & TOUR, S., 1968. — Essais de marquage par le phosphore radioactif P32, pour l'estimation absolue des populations larvaires de Culicidae (*Diptera, Culicidae*). *Vie et Milieu*, 19 : 55-62.
- SENEVET, G. & ANDARELLI, L., 1956. — Les Anophèles de l'Afrique du Nord et du Bassin méditerranéen. Edit. P. LECHE-VALIER, Paris : 280 p.
- SERVICE, M.W., 1968. — The ecology of the immature stages of *Aedes detritus* (*Diptera, Culicidae*). *J. Appl. Ecol.*, 5 : 613-630.
- WELCH, H.E., 1960. — Two applications of a method of determining the error of population estimates of mosquito larvae by the mark and recapture technique. *Ecology*, 41 : 228-229.
- ZETEK, J., 1913. — Determining the flight of mosquitoes. *Annls. Ent. Soc. Amer.*, 6 : 5-21.

VIE DE L'ÉCOLOGIE SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

- Compte-rendu du conseil (5 juin 1991)
- Conservation du patrimoine naturel marin et Z.N.E.F.F. marines
- Informations diverses
- Avis important : Assemblée générale 1992

COMPTE-RENDU DE LA SÉANCE DU CONSEIL D'ADMINISTRATION DE LA SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE DU MERCREDI 5 JUIN 1991 (PARIS M.N.H.N.)

Étaient présents : Mmes BELLAN, GARNIER-SILLAM, GIRARD, JEANSON, Mrs BARBAULT, CANCELA DA FONSECA, GILLET, GRENOT, JOUVENTIN, MAURIN.

Étaient excusés : Mrs BLANDIN, BONIN, CARTON, DELPECH, ELKAIM, LAZARE, LAGAUTERIE, OZENDA, RIOUX

I - FONCTIONNEMENT DE LA SOCIÉTÉ

Le Trésorier donne un aperçu de l'état actuel des finances de la Société. Le principe de séparer totalement les comptes de la Société sensu stricto de ceux du bulletin a été retenu à la dernière assemblée générale.

Le salaire à mi-temps de Mme CHAVASSIEU représente la part principale des dépenses, soit 73 000 F par an (3 800 F net par mois + charges). La ventilation de cette somme peut être répartie comme suit, après analyse :

- 2/5 consacrés à la Société s.s. soit 29 000 F ;
- 3/5 consacrés au bulletin soit 44 000 F.

Pour la Société s.s., les recettes reposent exclusivement sur les cotisations, soit 34 000 F en 1990, le chiffre de 1991 n'étant bien sûr pas encore disponible.

Le bilan rapide qui peut être fait est donc le suivant :

cotisations	34 000 F
3/5 salaire du mi-temps	- 29 000 F
solde	5 000 F

Ces 5 000 F sont sensés couvrir tous les frais de fonctionnement : secrétariat, déplacements, dépliant, brochures, ainsi que la cotisation à la Fédération Européenne. C'est bien sûr tout à fait insuffisant ; il est donc indispensable et urgent de trouver une solution radicale pour réadapter les dépenses aux ressources : diminution des charges salariales, appui sur des structures en place (secrétariat, déplacements), subventions ?

Le Secrétaire Général pense qu'il est nécessaire de réduire les frais de gestion. Le départ de Madame CHAVASSIEU fin juin est l'occasion de revoir totalement le fonctionnement actuel. Après discussion, la solution suivante est proposée :

- Madame CHAVASSIEU ne sera pas remplacée ;
- la gestion et le fonctionnement du bulletin seront assurés directement par son responsable, à partir des ressources des abonnements ; compte-tenu du fait que l'investissement en matériel « bulletin » a été supporté par l'ensemble des finances de la Société, il est demandé au bulletin de prendre en charge l'envoi de la rubrique « Vie de la Société » aux non abonnés ;
- la gestion de la Société s.s. sera assurée par les membres du Bureau et du Conseil d'Administration, comme c'est le cas de façon classique dans le milieu associatif. Toutefois le recours à des vacataires pour couvrir les travaux exceptionnels sera possible, mais ne devra pas dépasser 1 600 F (soit 32 heures) par mois ;
- le secrétariat de la Société sera rapatrié à Chizé, auprès du Secrétaire Général, le siège social restant à Paris.

II - JOURNÉE DE PROSPECTIVE « L'ÉCOLOGIE, VERS UNE NOUVELLE POLITIQUE SCIENTIFIQUE » :

La journée du 20 mars dernier a été un succès, malgré une grève des trains. Les textes des interventions sont actuellement entre les mains du responsable du bulletin ; les actes feront l'objet d'une intégration à l'un des numéros de 1991 ; pour couvrir le surcoût d'impression, 5 000 F seront pris sur la subvention de 20 000 F du

Ministère de l'Environnement, et mis à disposition du responsable du bulletin ; en plus de la fourniture aux 50 souscripteurs déjà recensés, une centaine d'exemplaires supplémentaires seront rétrocédés à la Société pour ses besoins de diffusion propres.

Il est urgent de préparer dès maintenant un imprimé annonçant la parution prochaine de ces actes et d'en assurer une diffusion rapide ; le Trésorier se propose d'aider le responsable du bulletin dans cette diffusion (fichiers d'adresses, routage...).

III-PROBLÈME POSÉ PAR LES GROUPES THÉMATIQUES :

La Société est-elle capable de fédérer des groupes thématiques ? Après discussion, il est jugé indispensable que la prise en compte de ces groupes soit plus effective, et tienne compte des intérêts mutuels ; il faut en particulier que les groupes thématiques soient représentés officiellement au sein du Conseil d'Administration ; des candidats seront sollicités dans ce sens lors des prochaines élections. Le groupe Écologie du paysage pose un problème particulier. Mme BUREL, dans un courrier en date du 21 mars 1991, fait état de divers problèmes de fonctionnement (cotisations, rubrique « Vie de la Société »...) posés dans les relations entre ce groupe et la Société elle-même. Mme GIRARD est chargée, au nom du Conseil d'Administration, de faire au plus tôt le point exact de la situation. Le Conseil donne d'ores et déjà son accord de principe sur la redistribution d'une part des cotisations, adaptée aux ressources et aux circonstances.

I. IV - RÉUNION DU BUREAU DE LA FÉDÉRATION EUROPÉENNE D'ÉCOLOGIE (EEF) À LUND (Suède) :

La réunion du Bureau de la Fédération à LUND a été l'occasion pour le Secrétaire Général d'obtenir des informations récentes sur le fonctionnement de l'E.E.F. et les problèmes posés, et de faire le point sur le congrès de Marseille.

A- Fonctionnement de la fédération :

À l'occasion du congrès, certains points de fonctionnement de l'E.E.F. seront abordés, comme l'élection des représentants des diverses Sociétés nationales et le financement de la Fédération.

B- Congrès de Marseille (7 au 11 septembre 1992) :

Mme BELLAN et Mr JOUVENTIN font le bilan du futur 6^{ème} Congrès Européen d'Écologie dont la société assure l'organisation. La répartition des inscriptions actuelles fait l'objet d'une présentation détaillée par pays : en conclusion, 375 personnes se sont déjà inscrites, correspondant surtout à des français et des ressortissants des pays de l'Est ; la représentation des pays anglo-saxons reste pour l'instant faible, compte-tenu d'une mauvaise diffusion de l'information dans ces pays.

Suite à des contacts pris par Mme BELLAN, une demande de financement sera faite auprès de la Commission des Communautés Européennes.

De la discussion avec le Bureau de la Fédération, il ressort les points suivants :

- la Fédération fera un effort de diffusion pour l'annonce du congrès ; pour cela, un nouveau dépliant actualisé est à réaliser d'urgence ;
- un budget prévisionnel, même approximatif, devra être proposé très rapidement, malgré les imprécisions concernant le nombre exact de participants et les subventions éventuelles ;
- le Steering Committee actuel, comprenant déjà (entre autres) D. BELLAN et P. JOUVENTIN, sera complété par trois autres français : G. BONIN, R. BARBAULT et F. BOURLIERS ;
- aucun choix définitif n'a été arrêté pour la publication finale ;
- la liste des thèmes principaux, thèmes accessoires, thèmes des tables rondes et groupes de travail, proposée par la Société d'Écologie (sondage D. BELLAN et enquête P. JOUVENTIN), a été discutée et amendée par le Bureau de la Fédération. Après discussion la liste suivante est reprise :

1. MAJOR THEMES (To Be Presented In Plenary Adresses and Developed in special sessions) :

1. The ecological impacts of urbanization (their local, regional and global consequences) ;
2. From individuals to populations : ecological genetics, ecophysiology and behavioural ecology ;
3. Biodiversity : its function, maintenance and restoration ;
4. Ecological constraints and life-history strategies (plant and animal populations).

2. TROPICAL THEMES (communications + posters).

- a. Ecosystem dynamics including the effects of global warming ;
- b. Landscape changes and human impact ;
- c. Tropical ecology (terrestrial, freshwater, coral reefs and marine) ;
- d. Microbial and fungal ecology ;
- e. The ecology of simple ecological system (e.g. polar, high-altitude and abyssal communities) ;
- f. The role of pathogens and parasites in populations and communities ;
- g. Artificial and agroecosystems ;
- h. Disturbance, vulnerability and recovery ;
- i. Ecotoxicology ;
- j. Bioenergetics ;
- k. Ecology of genetically engineered organisms.

3. ROUND TABLES AND METHODOLOGICAL WORKSHOPS :

- *Multivariate Analysis ;*
- *Modelling and simulation ;*
- *Radio-tracking and miniaturisation ;*
- *Satellite Imagery.*

Cette proposition de liste sera transmise au Steering Committee. En fait, un tri est prévu dans les thèmes après le retour des propositions de communications :

- La langue principale du congrès sera l'anglais, le français étant utilisé uniquement pendant les sessions plénières avec, si possible, traduction simultanée ;
- La liste des conférenciers invités est la suivante :

Thème 1 : RAMADE (F), STEWBING, GOODE (GB), président de séance G. BELLAN (F) ;

Thème 2 : HEYDEMANN ou HERTZ, LASSERRE (F),

BLONDEL (F), président de séance BLANDIN (F) ;

Thème 3 : ZEHNDER (NL), PARTRIDGE (GB), FREDGI (S), BONHOMME (F). Président de séance : BULLINI (I) ;

Thème 4 : VERHOEF (NL), MAY (GB), BARBAULT (F).

V - QUESTIONS DIVERSES :

Mr J.-J. LAZARE, membre du Conseil d'Administration, demande à la Société d'Ecologie un co-parrainage moral pour le 3^{ème} colloque international de botanique pyrénéenne et cantabrique qui se tiendra en septembre 1992 ; les autres co-parrains devraient être la Société Botanique de France, l'Amicale de Phytosociologie et la Société de Biogéographie. Le conseil donne un accord de principe, mais demande à Mr LAZARE de faire un courrier officiel pour formaliser sa demande.

CONSERVATION DU PATRIMOINE NATUREL MARIN ET ZNIEFF MARINES

BOUCHER G., BOUCHET P., COUTE A., DAUVIN J.-C., DOUMENC D., FOUCAULT A.,
HEMERY G., HUREAU J.-C., LACAZE J.-C., MAHE C., MAURIN H., MONNIOT C., NOEL P.

Secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

ABSTRACT

The inventory of the Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF) is necessary to have an exhaustive knowledge of the remarkable natural biotopes. In France, 13 400 ZNIEFF in the land area were identified, described and computered.

Now, it becomes necessary to work forward in the marine area. Before making an inventory of these marine « ZNIEFF » we have to realize a new typology adapted to the specificity of the marine field. An ad hoc group coordinated by the « Secrétariat de la Faune et de la Flore » (S.F.F.) of the National Muséum of Natural History (M.N.H.N.) of Paris is responsible for proposing a national methodology for the metropolitan coasts.

In a first step, a delimitation of the considered marine zones in the ZNIEFF must be defined: geographical or bathymetric boundaries, and the limit between continental and marine zones.

Then, a typology adapted from PACA région (Region Provence, Alpes, Côtes d'Azur) and Corine biotopes must be established.

In a second step, the inventory of the marine « ZNIEFF » will be realized by the regional teams from a inventorial formulary provided by the ad hoc group.

This action is an opportunity to implement an exhaustive bibliography of the French literature of the marine environment.

INTRODUCTION

Lancé en 1982 à l'initiative du Ministère de l'Environnement, conçu et coordonné au niveau national par le Secrétariat de la Faune et de la Flore (S.F.F.) du Muséum National d'Histoire Naturelle, l'inventaire des Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF) est la réponse au besoin que nous avons de mieux connaître notre patrimoine naturel, notamment ses habitats les plus remarquables ; cet inventaire na-

tional régionalisé s'est efforcé de rassembler les données scientifiques, en les complétant par des enquêtes de terrain pour les traduire en termes compréhensibles et utilisables par les gestionnaires de l'espace. Ces richesses sont alors prises en compte dans l'aménagement du territoire pour une politique de conservation, de gestion et de valorisation du patrimoine naturel : 13 400 ZNIEFF ont ainsi été identifiées, décrites et informatisées en milieu terrestre. L'inventaire ZNIEFF fut mis en œuvre dans les 22 régions de métropole ainsi que dans les départements d'outre-mer ; il est

actuellement largement utilisé, tant au niveau national qu'au niveau régional et local. La demande pour un produit de type ZNIEFF est également très forte au niveau européen, en particulier dans le contexte actuel de multiplication des directives communautaires et conventions internationales.

Très vite l'extension des ZNIEFF au milieu marin s'est révélée nécessaire. Dès 1988, la région Provence-Alpes-Côte-D'azur (PACA) entreprit l'inventaire du Patrimoine naturel de ses côtes et détermina 107 ZNIEFF en milieu marin.

C'est actuellement un besoin important pour l'ensemble des côtes méditerranéennes et des côtes atlantiques, de la Manche et de la mer du Nord, et celles des territoires d'Outre-mer.

L'inventaire des ZNIEFF marines représente par ailleurs l'occasion de développer des actions concertées entre les Ministères de l'Environnement et de la Mer, ainsi qu'avec les autres partenaires scientifiques et techniques concernés, portant en particulier sur le renforcement du réseau actuel d'espaces protégés et la gestion de la biodiversité.

MISE AU POINT DE LA MÉTHODOLOGIE

Du fait de la spécificité du milieu marin, un ajustement de la méthodologie de l'inventaire est nécessaire car il est évident que le protocole national conçu pour le milieu continental ne peut être appliqué tel quel au milieu marin. Pour mettre en place une méthodologie adaptée, un groupe *ad hoc* vient d'être constitué autour du Secrétariat de la Faune et de la Flore, comprenant des Enseignants-Chercheurs et des Chercheurs du Muséum et du CNRS, spécialistes du domaine marin : Écologie, Faune, Flore (les auteurs du présent texte).

La question de la délimitation des ZNIEFF se pose en préalable : « ZNIEFF marines » ou « ZNIEFF marines et littorales ». Le premier travail du groupe sera de définir la limite bathymétrique ou géographique et la limite continent-mer. La cohérence avec les inventaires ZNIEFF terrestres déjà réalisés doit être parfaite, même si le problème se pose différemment selon que l'on considère l'Atlantique ou la Méditerranée.

L'expérience ZNIEFF MARINE DE LA RÉGION PACA constitue, une base utile pour l'extension de l'inventaire à l'ensemble des côtes marines. À partir de cet acquis, le groupe concevra une typologie nationale permettant la rédaction d'un formulaire standardisé de recueil des données.

La typologie de milieux du programme CORINE-biotopes établie par les experts de la CEE, en liaison avec le Conseil de l'Europe, testée auprès de différents scientifiques français s'avère actuellement un compromis acceptable pour décrire les espaces naturels français : ceci d'autant plus que la liste n'est pas figée et peut être améliorée ; la partie marine de CORINE-biotopes, qui correspond dans la liste à la catégorie « Habitats cotiers et halophiles », est cependant peu développée ; des compléments seront nécessaires.

Ulérieurement il sera également intéressant de tester la pertinence de l'information fournie par le découpage en écosystèmes (programme CORINE Land Cover), en comparaison avec la localisation des biotopes définis par CORINE-biotopes.

En résumé, le groupe « ZNIEFF marines » devra compléter la typologie CORINE-biotopes afin de rendre son utilisation possible en milieu marin à l'échelle de l'Europe.

La France pourrait ainsi faire reconnaître son savoir-faire dans le domaine et aller jusqu'à exporter le produit ZNIEFF dans son ensemble.

LES ÉTAPES DU PROGRAMME

La durée de l'inventaire peut être évaluée à cinq ans.

La réflexion méthodologique à l'initiative du groupe *ad hoc* constitue la première étape (1991) ; elle comprendra :

- a) premières propositions méthodologiques en particulier dans le domaine de la typologie : prise de contact et échanges avec divers spécialistes du milieu marin en vue de mettre en place un réseau de compétences et un comité de pilotage de l'inventaire, susceptibles de valider la méthodologie qui sera proposée.
- b) la réalisation d'un séminaire réunissant les spécialistes du réseau à même de valider la méthodologie proposée (comité de pilotage / S.F.F.) ;
- c) la mise au point définitive des documents d'inventaire (comité de pilotage / S.F.F.) ;
- d) l'encadrement méthodologique des régions qui souhaiteraient par exemple développer l'inventaire à titre expérimental (Bretagne) ;
- e) la préparation du lancement de l'inventaire dans toutes les régions à façade littorale et dans les DOM-TOM, avec identification des équipes régionales compétentes (S.F.F. / Comité de pilotage) ;

La réalisation de l'inventaire constituera la seconde étape (1992-1995) : elle aura pour but :

- a) la collecte des données par les équipes régionales et la rédaction des formulaires ;
- b) la validation des résultats par le comité de pilotage ;
- c) le traitement des données par le S.F.F. ;
- d) la publication et la diffusion des résultats sous des formes adaptées aux besoins de la Direction de la Protection de la Nature ou d'autres utilisateurs.

Enfin, la mise en place des ZNIEFF marines est une opportunité pour réaliser une synthèse des connaissances bibliographiques du domaine marin côtier. Si les environnements des grands observatoires marins et centres d'Océanographie sont relativement bien connus, en revanche de nombreux rivages sont sous-étudiés. Il convient cependant de faire la synthèse de tout ce qui existe et des lacunes. La collecte bibliographique pour la Méditerranée a déjà été réalisée lors de l'inventaire PACA des ZNIEFF marines, il

est actuellement urgent d'entreprendre celle des autres mers du littoral français.

BIBLIOGRAPHIE

- BEAUFORT F. DE & MAURIN H., 1988. — *Le Secrétariat de la faune et de la flore et l'inventaire du patrimoine naturel*. Programmes d'inventaires, réseau faune-flore et publications. Paris, S.F.F., 214 p.
- COMITÉ RÉGIONAL DE L'INVENTAIRE ZNIEFF PACA, 1988. — *Inventaire du Patrimoine Naturel de la Région Provence-Alpes-Côtes-d'Azur, Mer Ti et 2*. Agence Régionale pour l'Environnement. Délégation Régionale à l'Architecture et à l'Environnement, Conservatoire Botanique de Porquerolles. 3 cartes au 1/100 000^{ème}, 107 fiches descriptives de zones.
- DEVILLERS P., DEVILLERS-TERSCHUREN J. & LEDANT J.-P., 1991. — *Habitat of the European Communities, CO-RINE*. Biotopes Working Group, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. 350 p.
- MAURIN H. & RICHARD D. 1990. — *Les ZNIEFF, un virage à négocier vers un réseau d'espaces naturels à gérer*. Collection Patrimoines Naturels. 1. Paris. S.F.F., 160 p.

INFORMATIONS DIVERSES

IV CONFÉRENCE INTERNATIONALE DES POLYCHÊTES Centre des Congrès, Angers, 27 Juillet au 2 Août 1992

Les différents thèmes du congrès concernent : la taxinomie et la phylogénie, la biologie et l'écologie des populations, la reproduction et le développement, la cytophysiologie et la cytotoxicologie, la culture et la valorisation des polychètes.

Inscription : Patrick GILLET, Laboratoire d'Ecologie Animale, Institut de Recherche Fondamentale et Appliquée - 3, Place André Leroy - BP 808, 49008 Angers Cedex 01

Pendant le congrès, des excursions sur la vallée de la Loire et en Baie de Bourgneuf seront organisées ainsi qu'une excursion post-conférence au Mont Saint-Michel

INTERNATIONAL MIRE CONSERVATION GROUP RÉSOLUTION POUR LA FRANCE *

L'International Mire Conservation Group (IMCG), qui est une organisation internationale de spécialistes intéressés par la protection des tourbières, a organisé son 4^{ème} Symposium de terrain en république d'Irlande. Au cours de ce symposium l'IMCG prit également connaissance des problèmes de conservation des tourbières dans les autres pays et fut informé de la situation en France

L'IMCG, considérant l'état actuel de conservation des marais et tourbières en France recommande :

1.— Que les réels progrès dans l'application des mesures de protection de ces écosystèmes ne soient pas entravés par les processus de décentralisation administrative ;

2.— Que les aménagements périphériques aux zones concernées tiennent compte d'un éventuel impact sur les milieux protégés ;

3.— Que des unités représentatives de chaque type de marais et tourbière de France, y compris les territoires d'outre-mer, reçoivent un statut national de protection qui reconnaisse leur valeur internationale, et ceci dans chaque zone biogéographique de la France ;

4. — Que soit favorisée la recherche fondamentale et appliquée à la conservation, la gestion et la régénération des zones tourbeuses ;

5.— Qu'une surveillance scientifique régulière soit mise en place dans les zones protégées ;

6.— Qu'à l'approche de l'unification de 1992, des procédures de coopération internationale soient encouragées. Celles-ci devant permettre l'information de la communauté européenne sur l'état présent de ces écosystèmes tourbeux en France ainsi que sur leur évolution future.

The International Mire Conservation Group
Dublin September 1990

* Transmis par Ph. JULVE, membre du Conseil de la Société d'Écologie. Pour tous renseignements, écrire à :

Ph. JULVE
59 avenue Jean Degroote
59270-Bailleul

RÉSEAU POUR L'ÉTUDE DES SYSTÈMES TROPICAUX S.E.T.

(Systèmes Écologiques Tropicaux)

But et intérêt d'un Réseau

En fonction de l'intérêt des recherches menées en écologie tropicale par les chercheurs français, de l'absence de structure actuelle et face aux initiatives qui s'organisent au niveau européen, il est apparu nécessaire et urgent de mettre sur pied une « communauté d'intérêt scientifique », regroupant les scientifiques intéressés et accroissant les relations entre chercheurs et programmes.

C'est sur ces bases qu'un projet de création de réseau a été établi. *Délimitation du domaine scientifique couvert par le réseau SET.*

Tous travaux dont les préoccupations débouchent sur des recherches concernant le fonctionnement des écosystèmes tropicaux continentaux (systèmes naturels ou transformés, mais non artificialisés).

Objectifs

1) Recenser la communauté des « tropicalistes » (individus, équipes et domaines de compétence).

2) Favoriser la communication et la diffusion des informations scientifiques (colloques, appels d'offre, etc.).

3) Susciter et organiser des réunions scientifiques dans des domaines novateurs.

4) Faciliter les relations entre la communauté scientifique et les différentes tutelles et organismes internationaux, élargir les contacts avec les collègues étrangers.

5) Obtenir des financements destinés au fonctionnement du réseau et à échéance, conforter les activités des chercheurs sur les sites d'études, dans le cadre des programmes scientifiques.

Composition du bureau provisoire du réseau SET

R. BARBAULT (Paris VI, ENS), M. LEPAGE (CNRS, ENS), J.-M. BETSCH (MNHN), F. MAITRE (CTFT), P. CHARLES DOMINIQUE (CNRS, MNHN), H. PUIG (Paris VI, Botanique tropicale), J.-L. GUILLAUMET (ORSTOM)

Contact : M. LEPAGE, Laboratoire d'Écologie, École Normale Supérieure - 46, rue d'Ulm, 75230-Paris Cédex 05

ÉCOLOGIE ET SÉDIMENTOLOGIE DE L'ESTRAN (Contrôles Biosédimentaires)

Ce stage est organisé tous les ans par le Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléocéologie URA 11 CNRS, à l'Université de Nantes.

PUBLIC CONCERNÉ :

Chercheur, enseignant-chercheur, ingénieur ou technicien (niveau 3^{ème} cycle) travaillant sur des problèmes de sédimentologie, paléontologie, micropaléontologie, biologie marine, géomorphologie littorale.

OBJECTIFS :

Examiner : Les sédiments détritiques : dynamique, structures, figures.

Les organismes selon les milieux et la bathymétrie.

L'interaction des organismes sur la sédimentation, de la sédimentation sur le développement de la vie (contrôles biosédimentaires).

Les premiers stades diagénétiques, genèse des calcaires noirs.

Les modifications du littoral et leur enregistrement dans la sédimentation ou la diagénèse.

Contact : Y. GRUET, Université de Nantes, Laboratoire de Biologie marine 2, rue de la Houssinière, 44072-Nantes Cedex 03.

Bulletin d'Écologie

Expertise des manuscrits soumis pour publication

La Direction du Bulletin d'Écologie remercie les collègues qui ont bien voulu analyser les manuscrits adressés à la revue en 1990 et 1991 :

Mesdames et Messieurs AMOROS, BACHELET, de BEAUFORT, BELLAN, BLASCO, BROSSET, CANCELA DA FONSECA, COUTEAUX, CUSSET, DAJOZ, DAUVIN, DAVID, DEWOLF, DREUX, DUCHAUFOR, FOURNIER, GARNIER, GARNIER-ZARLI, GEISTDOERFER, GEOFFROY, GLEMAREC, GODRON, HUREAU, JEANSON, JULVE, LONG, MONNIER, MORAT, PAUTOU, QUEZEL, SAUGIER, TESTARD, TOUTAIN, TRABAUD, TREHEN, USHER, VALETTE.

DEMANDE DE FINANCEMENT DES CONGRÈS INTERNATIONAUX 1992

Les chercheurs souhaitant présenter une communication lors d'un congrès international hors de France peuvent demander dès maintenant une aide financière auprès du Comité National des Sciences Biologiques (Académie des Sciences) en prenant contact avec la Secrétaire Générale : M. PAILLETTE, BGE CNRS, 91198 - Gif-sur-Yvette, cedex (tél. 69.82.37 17) Le Secrétaire Général de la S.F.E., Pierre JOUVENTIN, CEB-CNRS - 79360 Beauvoir-sur-Niort, siège à ce Comité : lui envoyer une photocopie de la fiche de demande.

RÉSUMÉS DE THÈSES

Patrick GIRAUDOUX . — Utilisation de l'espace par les hôtes du ténia multiloculaire (*Echinococcus multilocularis*) : conséquences épidémiologiques.

Thèse de Doctorat de l'Université de Dijon (spécialité écologie) soutenue le 28 juin 1991. JURY : L. THALER Président ; C. COMBES et P. AUGER Rapporteurs ; B. FROCHOT Directeur de thèse ; P. DELATTRE Directeur de Stage (INRA) ; M. AUBERT et D. VUITTON Examinateurs. 107 p.

Position du problème

L'échinococcose alvéolaire (*Echinococcus multilocularis*) est une anthropozoonose qui se transmet selon un cycle qui implique des carnivores, hébergeant la forme sexuée dans leur intestin, et des rongeurs, hébergeant la forme larvaire principalement dans le foie.

La connaissance des modalités de réalisation du cycle parasitaire permettrait d'aboutir à son contrôle, mais les difficultés d'analyse proviennent principalement de la conjonction de trois catégories de problèmes :

(1) existence de plusieurs échelles d'hétérogénéité, de la distribution mondiale à la distribution stationnelle

(2) existence de plusieurs hôtes définitifs sauvages (renard, coyote, loup) et domestiques (chien, chat), et de multiples hôtes intermédiaires (près de 40 espèces) aux distributions spatio-temporelles hétérogènes.

(3) faible prévalence de la maladie chez les hôtes intermédiaires (en général moins de 1 % à l'échelle d'un secteur de 1000 ha) alors que par leur faibles déplacements et à la plus grande échelle de perception (stationnelle), ce sont les meilleurs marqueurs des sites de contamination.

Ce travail vise l'analyse des processus de maintien de la parasitose en Franche-Comté en relation d'une part avec la cinétique des peuplements de Rongeurs hôtes intermédiaires (corrélée à la variable « structure du paysage agricole et forestier »), d'autre part avec les comportements des Carnivores hôtes définitifs (corrélés à la variable peuplement de rongeurs).

Matériel et méthodes

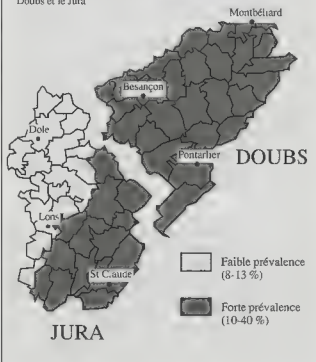
Les études ont été entreprises au niveau du peuplement, à différents niveaux de perception (régional : Franche-Comté, biotope : 1400 ha en zone de haute-endémie), et en équipe pluridisciplinaire (agronomes, écologues, médecins, vétérinaires). Les recherches menées au niveau du biotope, de 1987 à 1990 sont fondées (1) sur la mise en place d'un système d'échantillonnage hiérarchique et stratifié, et (2) sur l'étude de la convergence de plusieurs indices d'activité apportant simultanément des renseignements (i) sur les variations d'effectifs des populations, (ii) sur

la distribution des hôtes et la fréquentation des milieux (iii) sur les lieux où sont déposés les fèces de carnivores susceptibles de contaminer les hôtes intermédiaires

Résultats

Au niveau de perception régional : La Franche-Comté est une région située à la limite de l'aire européenne de répartition de la maladie : le département du Doubs est encore en zone de haute endémie, alors que la plus grande part des autres départements se situe déjà en marge. A cette échelle grossière, dans le département du Jura (extrême ouest de la zone étudiée) il est clair que la distribution de l'échinococcose chez les renards reflète des paramètres écologiques liés à l'altitude. Il n'en est pas de même dans le Doubs où l'ensemble du département semble également affecté par l'échinococcose vulpine (figure 1). L'étude de la distribution des cas humains montre que, bien que les agriculteurs soient sur-représentés dans la population des malades suivis par le Centre Hospitalier Universitaire de Besançon, les prévalences observées dans chaque canton du Doubs semblent plus liées au ratio de prairie permanente présente dans l'espace rural, qu'au nombre d'agriculteurs.

FIG. 1. — Distribution de l'échinococcose vulpine dans le Doubs et le Jura



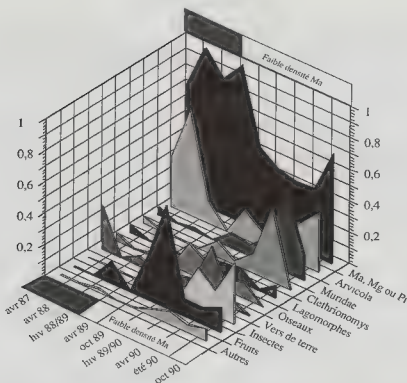


FIG. 2. Évolution du spectre alimentaire du renard (fréquences d'occurrence dans les fèces), lors d'un déclin de *Microtus arvalis* Ma. *M. arvalis*, Pt : *Pitymys subterraneus*; Mg : *Microtus agrestis*.

Au niveau de perception du biotope : les résultats de piégeage des rongeurs permettent de caractériser les peuplements ainsi que leur association à des habitats particuliers. Les plus fortes biomasses et variations de biomasses sont observées dans le bocage et l'openfield alors qu'elles sont respectivement faibles et beaucoup moins marquées en forêt. La présente étude permet l'observation d'un déclin des rongeurs des milieux ouverts en 1988.

L'étude des indices d'activité des carnivores (principalement renard, mais aussi chat sauvage et domestique) permet de révéler des réponses fonctionnelles (variation du régime alimentaire et des habitats prospectés) (figure 2) et numériques (variation des effectifs) attribuées au déclin des populations de rongeurs des milieux ouverts. Les indices d'activité permettent de définir les lieux et périodes à haut risque de contamination des hôtes intermédiaires et de l'homme.

Discussion

Fondée sur les résultats de la thèse et sur ceux déjà publiés de 1988 à 1991, une synthèse est effectuée visant à proposer un modèle théorique de fonctionnement du cycle en Franche-Comté. Il établit la notion de « mosaïque fonctionnelle ». La parasitose serait temporaire en un secteur donné (= tesselle), la permanence de l'enzootie dans la région étant due à l'alimentation des tesselles « indemnes » par des tesselles temporairement favorables et infestées (vecteur principal = renard). Le caractère temporaire de l'infestation d'une tesselle serait dû au fait que convergent un cer-

tain nombre de conditions : abiotiques (mésoclimatologie) et biotiques (cinétique des populations de rongeurs et utilisation par le renard dans une relation prédateur/proie conditionnée par le paysage). L'appréciation du caractère « fonctionnel » de la mosaïque tiendrait donc à l'analyse simultanée de relations et de dynamiques qui s'expriment à des niveaux de perception différents (station : conservation des œufs de *Ténia* selon les conditions éda-phiques et la climatologie saisonnière ; biotope : distribution des peuplements de rongeurs ; secteur : cinétique des peuplements de rongeurs, dépendant de l'organisation de l'espace agricole ; région : mésoclimatologie et arrangement spatial des secteurs).

L'ensemble des résultats et des hypothèses énoncées dans ce mémoire mettent l'accent sur des questions posées au niveau des communautés, à des niveaux de perception régionaux, sur le moyen ou long terme (durée minimale : 10 ans). Ces niveaux sont selon toute vraisemblance incontournables dans la compréhension de la biologie des populations de petits vertébrés hétéothermes. Une fraction assez large du mémoire est laissée, d'une part à la discussion des résultats obtenus, sous un angle épistémologique, et des enjeux méthodologiques, et d'autre part à la mise en perspective des recherches fondamentales à entreprendre (*mots clés* : carnivores, cestodes, dispersion, dynamique des populations, écologie du paysage, métapopulation, micromammifères, modélisation mathématique, percolation, sonde à ADN, télédétection), et des applications qui en découlent (*mots clés* : conservation des espèces, cynégétique, épidémiologie, lutte intégrée, prévention primaire, rongeurs ravageurs).

Michel CREUZÉ DES CHATELLIERS. — Dynamique de répartition des biocénoses interstitielles du Rhône en relation avec des caractéristiques géomorphologiques (secteurs de Brégnier-Cordon, Miribel-Jonage et Donzère-Mondragon).

Thèse présentée devant l'Université Claude Bernard, Lyon I, soutenue le 22 février 1991. JURY : J.-P. BRAVARD, D.-L. DANIELOPOL (rapporteur), Mme J. GIBERT, R. GINET (rapporteur), J.-L. REYGROBELLET, R. ROUCH (rapporteur), A.L. ROUX.

L'organisation des biocénoses interstitielles dans les alluvions du Rhône est étudiée en relation avec des caractéristiques hydrogéomorphologiques du fleuve et de sa plaine alluviale. Trois sections du chenal, court-circuitées par des aménagements hydro-électriques, ont été choisies : Brégnier-Cordon, Miribel-Jonage et Donzère-Mondragon. Sur chacun de ces secteurs, les seuils sont retenus comme unité de travail. Ce sont des zones d'échanges privilégiées entre les milieux superficiel et souterrain. Les eaux de surface tendent à s'infiltrer en amont de la rupture de pente du seuil et à ressortir plus en aval. La démarche d'échantillonnage suivie a donc été d'effectuer deux prélèvements par seuil, l'un en amont de la rupture de pente et l'autre en aval. Chaque prélèvement a été effectué à la profondeur de 50 cm dans les alluvions (pompage Bou-Rouch) ; 10 litres d'eau et de sédiments étaient filtrés sur filet de 300 µm. Avant le prélèvement interstitiel, la faune benthique a été échantillonnée à l'aide d'un Surber. Des prélèvements d'eau ont été réalisés en profondeur et en surface. Pour chaque secteur, tous les seuils ont été échantillonnés et à défaut, toutes zones de dépôts étaient retenues afin d'avoir une bonne couverture de l'espace. Cette procédure a permis d'aborder l'influence des configurations morphodynamiques locales sur les biocénoses du domaine sous-fluvial pour deux saisons d'échantillonnage (été 1988 et hiver 1989). La synthèse des études régionales portant sur l'hydrogéologie de chaque secteur et sur la géomorphologie des dépôts quaternaires ont permis une meilleure compréhension du domaine physique de l'espace sous-fluvial.

Rôle des conditions géomorphologiques et hydrogéologiques sur la structure des communautés interstitielles

Dans tous les secteurs étudiés, le profil en long du fleuve présente des ruptures de pente (soit naturelles et régulières (seuils) ou naturelles et irrégulières (cônes de déjection), soit artificielles (seuils en enrochement, barrages), qui modifient la nature des circulations souterraines et les conditions d'oxygénation du milieu. Dans les sites de Brégnier-Cordon et de Miribel-Jonage, les valeurs d'oxygène enregistrées à 50 cm sous les graviers sont toujours très inégales et en général inférieures à celles de la surface. En amont de la rupture de pente, l'infiltration des eaux de surface apporte de l'oxygène au domaine hyporhéique. Lors de leur parcours souterrain, ces eaux tendent vers une désoxygénation proche ou égale à l'hypoxie, comme à Brégnier-Cordon. En revanche à Miribel-Jonage, l'arrivée latérale d'une eau phréatique bien oxygénée assure au milieu infra-fluvial des taux d'oxygène supérieur à 50 % de la saturation.

Pour les deux saisons d'observation et dans tous les secteurs étudiés, ces conditions de milieu sont associées à des modifications dans la composition des communautés faunistiques interstitielles. Les zones d'infiltration d'eau de surface, en amont du seuil, sont favorables au développement d'une faune interstitielle fondée sur des organismes épigés ou des stygobiontes ubiquistes, tels que les Niphargidae, tandis que dans les points de ressorts des eaux (aval de seuil), la faune peut être plus diversifiée et associée à une faune stygobie. Les seuils sont ainsi perçus comme des zones très favorables au développement d'une importante **activité biologique souterraine**. Les zones de hauts-fonds ou de rives (simples zones de dépôts sédimentaires, sans rupture de pente ni dynamique hydraulique) sont en général caractérisées par des abondances et des diversités faunistiques faibles.

La structure des biocénoses infra-fluviales au niveau des seuils ou des zones de dépôts est dépendante d'unités hydro-morphologiques plus vastes, telles que les confluences, les cônes de déjections ou les barrages. Ainsi, dans les secteurs de Brégnier-Cordon et de Donzère-Mondragon, le débouché d'un tributaire s'accompagne d'une accentuation des écoulements souterrains et favorise l'installation d'une faune épigée abondante et d'une faune stygobie diversifiée.

Discontinuité de l'espace sous-fluvial, perçue comme une mosaïque

L'organisation de la vallée du Rhône, en plaines séparées par des défilés dans lesquels le milieu hyporhéique se réduit considérablement, doit faire envisager le compartiment sous-fluvial comme un espace discontinu, au sens de PERRY & SCHAEFFER (1987). De cette conformation il résulte une inégale répartition des masses alluviales, de **puissances différentes**, qui déterminent une distribution en « taches » de la faune hypogée : 1/ le secteur de Miribel-Jonage, avec des aquifères puissants et des écoulements souterrains importants, entretenus par le drainage latéral des nappes phréatiques, présente une faune interstitielle mixte (hypogée et épigée), diversifiée et abondante. 2/ le secteur de Donzère-Mondragon, avec des aquifères de faibles puissances et peu de contacts avec le fleuve, possède une faune interstitielle d'origine essentiellement benthique, fortement soumise aux fluctuations de surface. 3/ le secteur de Brégnier-Cordon occupe une position intermédiaire par ses aquifères peu puissants mais en contact avec un milieu sous-fluvial plus développé. Ces deux secteurs ont un bon contact avec le milieu phréatique au niveau des cônes de déjections (Ardèche et Guiers) et c'est au droit de ces aquifères que se rencontrent la faune stygobionte.

Ce morcellement physique et biologique de l'espace sous-fluvial conduit à envisager le domaine infra-fluvial comme une **mosaïque** (NAIMAN *et al.*, 1988) de sous-systèmes créés par la dynamique fluviale (TOWNSEND & HILDREW, 1984 ; TOWNSEND, 1989 ; FRID & TOWNSEND, 1989 ; SALO, 1990 ; DOWNES, 1990). Les résultats faunistiques obtenus ne vont donc pas dans le sens d'une continuité biologique au long du fleuve, telle qu'elle est abordée dans le concept de continuum biologique (VANNOTES *et al.*, 1980 ; ELWOOD *et al.*, 1983 ; WARD & STANFORD, 1983 ; SEDELL *et al.*, 1989 ; BRUNS *et al.*, 1984 ; MINSHALL *et al.*, 1985). Il apparaîtrait plutôt un discontinuum bionique et abiotique du domaine infra-fluvial, d'où une perception en mosaïque (« **patch dynamique** »).

Place des biocénoses souterraines dans des structures écologiques hiérarchisées

L'analyse des données géomorphologiques, hydrogéologiques et physico-chimiques récoltées sur l'ensemble des secteurs d'étude permet de retrouver à différentes échelles d'espace, des caractéristiques hydrodynamiques similaires. Que ce soit à l'échelle d'un seuil ou d'une portion du chenal en incision ou en exhaussement, le fonctionnement biologique du milieu interstitiel associé, apparaît fortement dépendant des zones de rupture de pente de la ligne d'eau ou du fond du lit. Ces ruptures de pente sont elles-mêmes dominées par la puissance et la diversité des aquifères environnants. Ce schéma conduit à une structure en **sous-systèmes emboîtés** (seuils - portions de cours d'eau - plaines), dont la dynamique repose sur la qualité **infiltration/exfiltration** et **alimentation/drainage** des aquifères.

● A l'échelle décamétrique du seuil ou du banc de galets, les organismes phréatobies, tels que les genres *Proasellus* ou *Salentinella* se distribuent préférentiellement dans les zones en aval de la rupture de pente où le domaine infra-fluvial est sous l'influence de flux souterrains thermiquement tamponnés et filtrés par le volume des alluvions traversées. En amont, l'infiltration des eaux de surface, apporte au milieu souterrain de la matière organique dissoute ou particulaire et de l'oxygène, favorables à l'établissement d'organismes épigés ou d'espèces hypogées telles que *Niphargus rhenorhodanensis* et *Niphargopsis casparyi*, qui recherchent dans les bancs de graviers les zones d'accumulation de matières organiques. Cette condition de milieu apparaît liée à la **configuration locale** du chenal

● A l'échelle kilométrique d'une portion de cours d'eau, ce schéma peut se reproduire, comme à Miribel-Jonage, où s'oppose une section en incision avec drainage de la nappe, développant une faune souterraine importante et une section en exhaussement avec infiltration des eaux du chenal, hébergeant une stygofaune appauvrie.

● A l'échelle pluri-kilométrique, les différences observées entre les biocénoses interstitielles échantillonnées dans les trois secteurs reflètent les caractéristiques hydrodynamiques dépendantes d'une **configuration régionale**, qui déterminent l'importance et la dynamique des **interfaces** entre les milieux superficiel et phréatique.

Compartiment sous-fluvial et fonctionnement du système lotique

L'horizon interstitiel échantillonné dans ce travail correspond à la frange superficielle du domaine alluvial souterrain; il appartient cependant en propre à ce domaine. Il est dépendant du milieu aquatique superficiel (autotrophie, présence de lumière, ouverture) qui apporte de l'énergie. Pour partie, ce sont les processus hydrogéomorphologiques qui vont déterminer les zones d'ouverture, le sens d'écoulement des eaux et la nature des contacts entre les biocénoses superficielles et souterraines.

Les **interfaces eaux souterraines-eaux superficielles**, perçues comme des volumes d'interpénétration avec **transfert d'énergie et de matière** (Fronier, 1978) peuvent alors être perçues comme des zones de discontinuité et/ou de transport (Hassanzadeh et Gray, 1989) affectant l'activité biologique des deux domaines (épigé et hypogé). Dans le site de Donzère-

Mondragon, l'**infiltration** des eaux superficielles dans le domaine sous-fluvial, favorise la migration verticale des organismes benthiques dans les alluvions. En revanche, cette influence des eaux de surface rend le **milieu hyporhéique** totalement **dépendant** des conditions **saisonnnières** externes, conduisant en hiver à un appauvrissement drastique des biocénoses (quasi-disparition des Crustacés épigés). Le milieu interstitiel est ainsi d'autant plus vulnérable qu'il est influencé par les conditions extérieures, alors que, au contraire, l'apport d'eau phréatique atténue les **fluctuations saisonnières**. Dans le secteur de Miribel-Jonage, le **drainage** permanent d'une eau oligotrophe et thermiquement tamponnée assure au domaine infra-fluvial une plus grande **indépendance** vis-à-vis des conditions du milieu qui règnent en surface. Une **faune stygobionte** importante associée à un peuplement épigé diversifié peut alors se développer dans ce milieu peu fluctuant, poreux et bien oxygéné. Les capacités de **réservoir**, de **stockage** ou de **refuge** du milieu sous-fluvial, vis-à-vis des communautés benthiques soumises au stress d'un milieu de surface fluctuant, apparaissent ainsi fortement dépendantes des possibilités d'échanges verticaux et latéraux. La proximité d'un substratum rocheux, comme à Donzère-Mondragon, ne permet pas le développement d'un véritable sous-écoulement et l'ensemble des communautés biotiques est fragilisée par l'impossibilité de bénéficier des **réserves interstitielles** lors des perturbations du système. A l'opposé, le secteur de Miribel-Jonage présente un domaine hyporhéique étendu et « mobile », en contact avec de puissantes nappes phréatiques et héberge une faune interstitielle mixte, abondante et diversifiée, relativement peu influencée par les fluctuations de surface et qui peut fournir après une perturbation importante des colonisateurs au compartiment de surface.

Noti MUNDON-JZAY. — Étude biocénotique des peuplements des Acariens du sol du Haut-Shaba dans la région de Lubumbashi, Zaïre. 391 pages, 47 tableaux, 71 figures + 15 annexes.

Thèse de Doctorat en Sciences Naturelles Appliquées, Orientation Environnement et Biologie appliquée, Université Catholique de Louvain, Laboratoire d'Ecologie et de Biogéographie, 5 - Place Croix du sud, 1348 Louvain-la-Neuve. Soutenance le 8 Avril 1991. JURY : C. EVRARD (Président), F. ATHIAS-BINCHE, M. BOURGEOIS, P. BERTHET, G. WAUTHY et Ph. LEBRUN (Directeur de thèse).

Les peuplements des Acariens du sol du Haut-Shaba constituent la faune la plus abondante après les termites. Contrairement à ces derniers, ils n'ont jamais fait l'objet de recherches taxonomiques approfondies. Leur étude relève donc d'un besoin fondamental résultant de l'état fragmentaire des connaissances actuelles sur la faune des milieux intertropicaux.

Les peuplements recensés sur le site de Luiswishi situé à 28 km au nord-est de la ville de Lubumbashi se développent au sein d'une même série régressive de végétation. Celle-ci est constituée de la forêt dense sèche (considérée comme le climax), de la forêt claire et de la savane. Les deux dernières for-

mations sont annuellement parcourues par le feu alors que le déboisement par l'homme reste un des principaux facteurs de la régression forestière. Le paysage est, par ailleurs, dominé par les termitières des Macrotermitinae dont les plus hautes (construites par *Macrotermes falciger*) ont également fait l'objet d'une prospection.

Parmi les 50 682 individus recensés saisonnièrement en 1984 et en 1985, 44,10 % des individus représentent les Oribates contre 42,58 % des Prostigmatas, 12,62 % des Mésostigmatas et 0,70 % des Acaridides. Les milieux où se concentrent les effectifs les plus élevés correspondent au faciès typique de la forêt dense sèche (contrairement aux clairières et aux grandes termitières), aux souches de graminées croissant en forêt claire et en savane.

Des 149 espèces d'Acarins Oribates adultes inventoriés et groupés en 44 familles, 43 espèces au moins sont nouvelles et devront être décrites. Les trois peuplements comptent 94 espèces en forêt dense sèche, 86 espèces en forêt claire et 105 espèces en savanes. La faune de forêt claire présente les caractéristiques d'un peuplement de transition avec 7 espèces typiques (contre 24 et 29 respectivement dans les deux autres formations), 13 espèces communes avec la faune de forêt dense sèche et 19 espèces communes avec celle de la savane. Cette dernière formation partage, en plus, 10 espèces avec la forêt climacique.

Les trois écosystèmes ont un cortège de 47 espèces communes parmi lesquelles sept espèces dominantes caractérisent la faune des deux forêts. Ce sont les espèces *Brachychochthonius cf. heterotrichus*, *Liochthonius cf. laius*, *Microzetes africanus*, *Oppia minutissima*, *Oppiella nova*, *Suctobelba penicillata* et *Rostrozetes cf. foveolatus*. D'autres espèces telles que *Graptoppia parva*, *Ramusella cf. tasetata*, *Oppia bituberculata*, *Oppia sp. 14*, *Scheloriobates cf. fimbriatus* et *Magyaria cf. reticulata* sont abondantes en savane.

Les groupes d'espèces d'Oribates qui se rapportent soit aux habitats inter-tumuli, soit au sol des grandes termitières ont de relations avec les saisons de prélèvement. D'autres associations se composent d'espèces à large distribution recensées en toutes saisons. Toutefois, l'alternance des saisons humide et sèche se traduit en un gain en effectifs et une plus grande richesse spécifique pendant la saison sèche.

L'ordonnance des peuplements des Acariens du sol obtenue par l'analyse des correspondances se fait selon un gradient lié, avant tout, aux caractéristiques de la végétation régressive. En effet, nous obtenons par l'axe 1 un gradient allant de la forêt dense à la savane. Il n'existe pas de cassure entre les deux forêts bien que ces dernières se distinguent clairement. Les peuplements de savane issus des échantillons effectués au niveau de grandes termitières sont les plus proches des peuplements de forêt claire.

Quant à l'axe 2, il oppose les peuplements de savane selon leurs prélèvements effectués soit pendant la saison des pluies, soit pendant la saison sèche. Une telle distinction n'apparaît pas au niveau des deux forêts. Un autre facteur d'ordination résulte de la présence des peuplements issus du sol de grandes termitières.

L'analyse canonique des correspondances effectuée sur chacun des peuplements des Acariens Oribates indique que la teneur en eau du sol est le premier facteur qui intervient dans l'organisation de la faune de forêt dense sèche. En effet, l'humidité des échantillons du sol oppose les peuplements d'Oribates recensés en saison humide à ceux inventoriés pendant la saison sèche. Le pH et la teneur en éléments minéraux comme le magnésium et le

manganèse constituent le deuxième facteur d'ordination. Ces éléments interviennent, en général, pour différencier les taxocénoses du sol de grandes termitières (ce sol de pH $\geq 4,5$ est relativement riche en éléments minéraux sauf en forêt dense sèche) de celles du sol inter-tumuli (sol le plus acide bénéficiant d'importants apports de la litière). On assiste, cependant au niveau de la forêt claire et de la savane, à une inversion entre ces deux premiers facteurs de telle sorte que le facteur résultant de la composition physico-chimique du sol prédomine le facteur saisonnier.

Les résultats obtenus dans les trois écosystèmes du Haut-Shaba confirment l'influence des conditions du milieu sur les peuplements des Acariens du sol. Pour les sols tropicaux dont la conservation constitue un problème assez délicat, l'étude des peuplements des Acariens du sol fournit un critère à la fois descriptif et précis de certains caractères édaphiques. Elle permet, par conséquent, d'attirer l'attention sur les phénomènes biologiques et l'influence anthropique dans le maintien et la conservation des sols.

Valérie ANDRIEU. — Dynamique du paléoenvironnement de la vallée montagnarde de la Garonne (Pyrénées centrales, France) de la fin des temps glaciaires à l'actuel.

Thèse nouveau régime, Université de Toulouse 2, 330 p., 86 fig., 17 tableaux, 12 fig. hors texte, 1 tableau hors-texte, 1 résumé français, 1 résumé anglais, 1 glossaire, 1 index, 380 références bibliographiques. JURY : G. BERTRAND ; P. GABERT ; J. HUBSCHMAN ; C. JUBERTHIE ; J.J. LOWE ; A. PONS.

La dynamique du paléoenvironnement du bassin supérieur de la Garonne, a été établie depuis la fin des temps glaciaires, jusqu'à l'Actuel, en utilisant les principes d'une approche transdisciplinaire systémique. Les formations morainiques du « glaciaire ancien » du bassin glaciaire terminal de la Garonne, appartiennent à un ou plusieurs épisodes glaciaires antérieurs au Würm. Les formations morainiques du « glaciaire récent » sont rattachées à la glaciation würmienne. Elles traduisent a) une période d'avancée maximale des glaces (Burs - Coumeaux) ; b) une première phase de retrait (La Serre) ; c) une ultime mais longue période de décrue dont le déclenchement est antérieur au Würm final.

Trois sondages effectués dans le lac de Barbazan, ont permis de reconstituer la dynamique de sédimentation dans ce site, depuis le PlénWürm.

Pendant la déglaciation würmienne, le lac de Barbazan était un lac de contact glaciaire direct. Chaque cycle sédimentaire glaciolaustre, marqué par la succession de diamictons et de rythmites, correspond à une phase de fusion glaciaire. La circulation alternative de flots de débris et de courants de turbidité est à l'origine de l'alternance de rythmites et de diamictons. Une première période de dépôt témoigne de la progression du front glaciaire vers le lac. L'avancée optimale du glacier se caractérise par la succession de rythmites proximales, d'un till sous-glaciaire et de diamictons massifs. Au cours d'une deuxième période de

dépôt, vers $25\,600 \pm 800$ yr BP, se déposent des rythmites à faciès successivement médian puis distal, qui témoignent du retrait définitif du glacier de la Garonne du bassin glaciaire terminal.

A la fin du Pléniwürm, les tributaires fluvio-glaciaires se déconnectent du lac, entraînant un abaissement bathymétrique du lac et un élargissement du littoral, sur lequel s'installe une végétation bordière héliophytique.

Au Dryas ancien, vers $15\,000 \pm 300$ yr BP, se déposent des sédiments non calcaires, présentant des valeurs très négatives du $\delta^{18}\text{O}$, qui suggèrent l'existence d'un milieu aquatique froid. Les fréquences croissantes du $\delta^{13}\text{C}$ indiquent une élévation de la bioproduktivité.

Le Bolling correspond à un nouvel épisode d'abaissement bathymétrique, à l'origine du déploiement de *Poaceae* héliophytiques sur le littoral. Pendant l'interstade tardiglaciaire, l'environnement du dépôt devient telmatique, et une mégaphorbiée se développe autour du lac.

Le refroidissement du Dryas récent se manifeste par une baisse de la bioproduktivité. La sédimentation devient terrestre sur la marge orientale du littoral.

Durant le Préboréal, le lac connaît deux phases d'abaissement bathymétrique dont rend compte le succès réitéré des *Cyperaceae* et des *Poaceae*. Entre ces deux phases, le niveau des eaux remonte. Sur la tourbière, une mégaphorbiée arborescente prospère d'abord, puis périclute à la fin du Préboréal. A cette époque, des vases calcaires bioturbés se déposent sur la rive occidentale du lac.

Pendant l'Atlantique, l'environnement de dépôt devient terrestre.

L'histoire de la végétation et l'évolution du climat depuis le Wurm final sont révélées par l'enregistrement pollinique et isotopique ($\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$) de quatre profils extraits des sites de Barbazan et de St Pé d'Ardet.

Pendant le Pléniwürm, la végétation régionale est une steppe à *Poaceae*. La dominance de *Pinus*, dans les assemblages polliniques indique la proximité des refuges de ce taxon. A la fin du Wurm final, entre $17\,650 \pm 330$ yr BP et $15\,800 \pm 270$ yr BP, la représentation des *Poaceae* est optimale. Cet événement est la caractéristique la plus singulière de la palynostratigraphie du piémont nord-pyrénéen. Les valeurs très négatives du $\delta^{18}\text{O}$ montrent que le déterminisme de cette dynamique n'est pas climatique, mais lié à la précocité de la déglaciation. Les deux épisodes de refroidissement, révélés par le $\delta^{18}\text{O}$ peu avant $17\,650 \pm 330$ yr BP, et entre $15\,800 \pm 270$ yr BP et $15\,100 \pm 300$ yr BP, sont les analogues des épisodes de refroidissement enregistrés dans les océans vers $18\,000$ yr BP et vers $15\,000$ yr BP.

Au Dryas ancien, entre $15\,100 \pm 300$ yr BP et $13\,490 \pm 220$ yr BP s'installe, localement, une steppe à *Artemisia*, dont le développement a pour déterminisme un réchauffement du climat, comme l'indique la progression du $\delta^{18}\text{O}$ vers des valeurs moins négatives. A la fin de cette période, une végétation de colonisation à *Juniperus*, *Betula* et *Salix*, apparaît.

Le début du Bolling se caractérise par l'implantation d'un boisement lâche à *Betula*, et d'une brousse à *Juniperus* et *Hippophae*. Pendant l'interstade tardiglaciaire, daté $11\,590 \pm 270$ yr BP, la représentation de *Betula* est optimale. La forte hausse du $\delta^{18}\text{O}$ et du $\delta^{13}\text{C}$, à cette époque, traduit un important réchauffement du climat.

La péjoration climatique du Dryas récent se manifeste surtout par un effondrement des fréquences de *Betula*. Les groupe-

ments steppiques à *Artemisia* se redéploient également. Le puissant creusement des valeurs du $\delta^{18}\text{O}$ et du $\delta^{13}\text{C}$, témoigne de l'importance du refroidissement.

Au Préboréal, *Quercus* connaît son optimum antérieurement à la phase d'expansion de *Corylus*, comme dans toutes les régions de basse et de moyenne altitude des Pyrénées. Dans la mégaphorbiée, *Betula* connaît un important succès au début du Préboréal. A la fin de cette période, une chénaie à caractère médio-européen, pénétrée de *Corylus* et d'*Ulmus* se constitue.

Au Boréal, se développe une chénaie à *Ulmus*, riche en *Corylus*. La fin du Boréal est datée $8\,360 \pm 60$ yr BP.

Durant l'Atlantique, une chénaie à *Tilia*, *Ulmus*, *Fraxinus* et *Corylus* prospère. La diffusion et l'expansion régionale d'*Alnus* et de *Fraxinus* sont respectivement datées $5\,950 \pm 80$ yr BP et $5\,780 \pm 70$ yr BP. A la fin de l'Atlantique sont enregistrés les signes évidents d'un « landnam », marqué par la destruction par le feu de la forêt, à des fins agricoles (*Cerealia*).

Le Subboréal est une période de délabement de la chénaie diversifiée et d'intensification des activités agnolées.

Au Subatlantique, l'apparition de *Juglans* est l'indice de l'agriculture gallo-romaine et celle *Fagopyrum* de l'agriculture médiévale.

Les reboisements en résineux (*Pinus*, *Picea*) pratiqués à la fin du 19^{ème} siècle, sont également enregistrés.

Isabelle DAJOZ.— Cycles de vie, variabilité morphologique et polymorphisme pollinique chez quelques endémiques pyrénéennes.

Thèse présentée le 5 juillet 1991 à l'Université de Paris-Sud. JURY : P.H. GOUYON, PRÉSIDENT (Paris-Sud) ; A. BAUDIERE, RAPPORTEUR (Toulouse) ; L. THALER, RAPPORTEUR (Montpellier) ; A. LE THOMAS (Paris) ; D.L. MULCAHY (Université du Massachusetts) ; I. TILL-BOTTRAUD (Paris-Sud).

La première partie de ce travail traite de l'action d'un milieu extrême, les éboulis de l'étage alpin des Pyrénées, sur l'évolution des cycles de vie et la structure des populations des espèces inféodées à ce milieu. Afin de comprendre pourquoi il n'existe aucun type biologique prédominant malgré l'importance des contraintes auxquelles sont soumises les espèces colonisant l'éboulis, les quatre espèces suivantes ont été choisies en fonction de la diversité de leurs cycles de vie :

- *Iberis spathulata* Berg. (*Brassicaceae*) est une espèce annuelle, 3 populations ont été étudiées.

- *Ranunculus parnassifolius* L. (*Ranunculaceae*, 3 populations étudiées) et *Viola diversifolia* (DC.) W. Beck. (*Violaceae*, 4 populations étudiées) sont des espèces vivaces polycarpiques.

- *Xatardia scabra* (Lapeyr.) Meissn. (*Apiaceae*) est une espèce vivace monocarpique qui fructifie une seule fois après quelques années de vie végétative (4 populations étudiées).

La cartographie détaillée de 42 relevés où poussait au moins l'une des quatre espèces étudiées, ainsi que la répartition en stades physiologiques des individus et l'étude des allocations

de biomasse aux appareils végétatif et reproducteur ont été effectuées. Les résultats obtenus montrent que la structure des populations est imposée par les contraintes du milieu. Dans l'éboulis, où seules certaines surfaces sont colonisables par les végétaux, la densité des individus est très faible, mais elle atteint des valeurs nettement supérieures dans les flots favorables. Les individus se répartissent donc de manière grégaire, non seulement à cause de la structure du milieu, mais aussi parce qu'aucune stratégie de dispersion des graines n'a été développée chez les espèces étudiées. Par conséquent, cette grégarité est un phénomène imposé par le milieu. Au sein d'un flot favorable, les individus des différentes espèces s'excluent mutuellement : la compétition pour les ressources et l'espace empêche un individu de s'implanter là où l'espace est déjà occupé. Enfin, les proportions des différents stades physiologiques varient fortement entre populations (les éboulis diffèrent, notamment dans leur stabilité) et surtout entre espèces.

Chez *R. parnassifolius* et *V. diversifolia*, un pseudo-bulbe racinaire assure le stockage des réserves élaborées par la plante pendant l'été. Ce pseudo-bulbe n'est pas enraciné au substrat pendant la période de repos végétatif. Les individus ne peuvent entrer en phase reproductrice qu'à partir d'un poids donné, qui correspond à une accumulation suffisante de réserves dans le pseudo-bulbe. Chez ces deux espèces polycarpiques, le pourcentage de biomasse reproductrice n'est pas une proportion constante du poids de l'individu : il existe une compensation entre la proportion de biomasse reproductrice et la proportion de biomasse stockée dans l'organe assurant la pérennité. Enfin, chez *V. diversifolia*, il existe des différences très significatives entre les 4 populations étudiées en ce qui concerne la densité des individus reproducteurs. De même, les paramètres quantifiant l'effort reproducteur prennent des valeurs significativement différentes entre les populations. La population où ces valeurs sont les plus élevées sera appelée A par la suite.

Chez *Iberis spathulata*, l'individu reste enraciné pendant toute la saison de végétation. La proportion de biomasse investie dans l'appareil racinaire est très faible. Par contre, l'obtention d'une forte biomasse reproductrice passe par la réalisation d'un appareil végétatif aérien important.

Chez *Xatardia scabra*, la plante est enracinée pendant tout son développement, qui s'échelonne sur plusieurs années. Le passage de l'état végétatif à l'état reproducteur est conditionné par la quantité de ressources stockées dans les racines : il faut que la biomasse racinaire atteigne 80 % de la biomasse totale. Il existe une énorme variabilité dans le poids des individus reproducteurs, ce qui suggère que tous ne se reproduisent pas au même âge. L'étude de la distribution de poids de 44 individus reproducteurs montre que cette distribution se divise en 3 distributions normales, chacune peut représenter un ensemble d'individus du même âge qui deviennent reproducteurs. Par conséquent, la reproduction des descendants d'une plante s'étale sur plusieurs années. Dans des milieux instables comme les éboulis, ce phénomène est souvent interprété comme un moyen d'augmenter la probabilité de laisser de nombreuses graines viables. De plus, au

cours de sa reproduction, chaque individu produit 3 séries d'ombelles, dont la floraison s'échelonne dans le temps. Par conséquent, la plante a 3 opportunités de former des graines au cours de son unique saison de reproduction. Toutefois, la qualité des graines n'est pas la même dans les différentes séries d'ombelles. Les graines des ombelles de rang 2 sont significativement plus légères que celles issues des ombelles de rang 1, et les ombelles de rang 2 et surtout 3 présentent un taux d'avortement corrélié au poids végétatif de la plante, ce qui montre que la quantité des ressources disponibles est souvent insuffisante pour permettre à ces ombelles de mûrir leurs graines.

L'ensemble de ces résultats permet de corréler la diversité morphologique à la diversité des cycles de vie chez les 4 espèces étudiées. Chez *R. parnassifolius* et *V. diversifolia*, la mortalité des adultes est faible, les plantes ne sont enracinées dans l'éboulis que pendant la saison de végétation. Pendant l'hiver, ces deux espèces subsistent sous forme de pseudo-bulbes qui sont entraînés par les mouvements de l'éboulis sans subir de dommages. La reprise des plantes au printemps est favorisée par la grande quantité d'assimilats stockés dans le pseudo-bulbe. Par contre, la mortalité des jeunes individus est forte, car ils doivent s'installer dans un flot propice à leur développement pendant la première année. La théorie prédit que ce type de répartition de la mortalité suivant l'âge des individus sélectionne un cycle de vie pérenne : c'est exactement ce que nous observons ici. Chez *I. spathulata* et *X. scabra*, la mortalité est forte à tous les stades du développement, les individus restent enracinés dans le milieu pendant toute leur existence. Par conséquent, la probabilité qu'un individu qui s'est reproduit une fois survive jusqu'à une deuxième saison de reproduction est faible ; ces conditions favorisent l'évolution d'un cycle de vie monocarpique, de type annuel (*I. spathulata*) ou « bisannuel » (*X. scabra*) suivant que l'espèce possède ou non un organe de réserve capable de stocker les assimilats synthétisés pendant la phase végétative.

Ces quatre espèces montrent aussi de la variabilité pour plusieurs caractères du grain de pollen. En particulier, j'ai cherché à savoir si la composition minérale du substratum pouvait influencer la composition minérale de la paroi du grain de pollen. L'analyse a été effectuée grâce à la spectrométrie X en conjonction avec la microscopie électronique. Le pollen d'individus appartenant aux populations des 4 espèces énoncées précédemment, ainsi que des grains de pollen issus de 4 populations de *Crepis pygmaea* L. (Asteraceae) et de 6 populations de *Papaver suaevolens* Lapeyr. (Papaveraceae) ont été analysés. Les résultats montrent que les 5 éléments suivants : P, S, Cl, K et Ca se retrouvent chez les 6 espèces, en proportions variables suivant les espèces et la nature géologique de l'éboulis. Surtout, les proportions de ces éléments varient significativement entre populations, même si ces populations se développent sur des éboulis de même nature géologique. Il en ressort que les grains de pollen issus d'une population ne sont pas représentatifs de l'espèce à laquelle ils appartiennent, notamment en ce qui concerne la composition minérale de leur paroi.

Il existe chez l'une des espèces étudiées récemment (*V. diversifolia*) un polymorphisme du nombre d'apertures du grain de pollen. Dans la deuxième partie de ce travail, je me suis intéressée à la signification évolutive de ce polymorphisme. Chez les Angiospermes modernes, une famille sur trois présente des genres ou espèces à nombre d'apertures variable. La littérature postule que l'évolution du pollen se traduit, entre autres, par une augmentation du nombre d'apertures. L'aperture est le seul point de la paroi pollinique par lequel le tube pollinique peut sortir, il est probable qu'à une augmentation du nombre d'apertures correspond une plus grande vitesse de germination. L'idée principale de ce travail est de vérifier si à une augmentation du nombre d'apertures correspond un gain de valeur sélective pour le gamétophyte mâle, et si ce polymorphisme repose sur des bases génétiques.

Chez *V. diversifolia*, tous les individus produisent des grains de pollen à 3, 4, 5 et 6 apertures, les expériences peuvent donc être menées sur des grains de pollen issus du même individu ou de la même population, ce qui réduit fortement la variance génétique qui pourrait être liée à des nombres d'apertures différents. Trois séries d'individus ont été considérées : des plantes mises en culture dans des conditions proches de celles du terrain (année 1989), des plantes transplantées en serre (année 1990) et des individus semés et cultivés en serre, issus de fécondation libre entre des plantes des 4 populations étudiées, rapprochées artificiellement (année 1990). Les résultats qui suivent sont valables pour ces trois séries d'individus.

Toutes les fleurs d'un même individu ont des proportions analogues de grains de pollen. A l'intérieur de chaque population, les individus présentent des proportions significativement différentes de chaque type pollinique, et les populations diffèrent également pour ce caractère. La population A présente un fort excédent de pollens à grand nombre d'apertures.

L'étude de la cinétique de germination et de croissance du tube pollinique a été menée sur un milieu de germination artificiel. Seuls les grains de pollen 3- et 4- aperturés qui présentent des effectifs suffisants pour traiter statistiquement les résultats ont été pris en compte. Les grains de pollen 4-aperturés germent plus vite que les grains 3-aperturés. Inversement, les tubes polliniques des grains 3-aperturés poussent plus vite que ceux des grains 4-aperturés. L'étude de germination *in vivo* montre également que les pollens 4-aperturés germent plus vite que ceux à 3 apertures.

Le volume des grains de pollen 3- et 4-aperturés est mesuré grâce à un microscope Confocal Leitz. Le volume moyen des pollens 3-aperturés est significativement plus important que celui des grains de pollen 4-aperturés, malgré cela, les grains 4-aperturés germent plus vite. La vitesse de germination supérieure des pollens 4-aperturés n'est donc pas due à un volume important (ce qui induit une plus grande quantité de cytoplasme et de nutriments) mais bien au fait qu'ils ont plus d'apertures. L'important volume cytoplasmique des grains 3-aperturés pourrait expliquer la plus grande vitesse de croissance de leurs tubes polliniques.

Afin de déterminer si la longévité du grain de pollen peut être influencée par un nombre d'apertures variable, des anthères ont été séparées de la plante-mère pendant des temps croissants, puis

le pollen a été mis à germer sur milieu artificiel. Les résultats obtenus montrent que les pollens 4-aperturés ont une espérance de vie significativement inférieure à celle des pollens 3-aperturés. Le rapport surface-volume est plus élevé chez les pollens 4-aperturés, et les apertures constituent également des points de contact supplémentaires avec les contraintes externes.

La mesure de la surface stigmatique permet d'estimer la surface accessible aux grains de pollen lors de la pollinisation. Les 4 populations étudiées présentent des surfaces stigmatiques significativement différentes. C'est chez la population A que les stigmates sont les plus petits.

Afin de déterminer si la variation de certains caractères du polymorphisme pollinique a une composante génétique, 3 caractères ont été mesurés chez les plantes issues de fécondations libres entre les 4 populations d'origine : la taille du tube pollinique au bout de 2 heures de germination *in vitro*, la proportion de grains 3-aperturés et la surface du stigmate. Les individus issus d'une même plante-mère produisent des grains de pollen dont la taille des tubes polliniques au bout de 2 heures de germination est en moyenne significativement différente de celle des grains produits par les descendants d'une autre plante-mère. De même, les individus issus d'une même plante-mère produisent des proportions semblables de pollens 3-aperturés, ces proportions étant significativement différentes de celles produites par des plantes issues d'autres individus-mères. Les mêmes résultats sont obtenus en ce qui concerne la surface des stigmates. Les caractères du polymorphisme pollinique sont génétiquement variables, donc sujets à sélection. Par conséquent, ces caractères, et notamment le nombre d'apertures du grain de pollen, peuvent et ont évolué.

Dans la population A, la densité des individus est la plus forte, le nombre de fleurs par individu est le plus élevé, la proportion de pollens à grand nombre d'apertures est plus importante que chez les autres populations, et la surface stigmatique est la plus faible. C'est dans cette population que la compétition entre pollens pour l'espace stigmatique et pour féconder les ovules est la plus forte. Comme les pollens à grand nombre d'apertures germent plus vite que ceux à 3 apertures, ce sont les plus aptes à répondre à des conditions de compétition intense, comme ce doit être le cas sur les stigmates de la population A. Comme il existe un polymorphisme génétique de la surface stigmatique ainsi que de la morphologie des grains de pollen chez *V. diversifolia*, cette situation peut s'interpréter comme une réponse à la compétition pollinique propre à chaque population, mais aussi comme une « hétérostylie » grossière.

Enfin, la modélisation de la compétition gamétophytique en fonction du nombre de grains de pollen déposés sur le stigmate, de leur âge (donc de pourcentages de germination variables pour les pollens 3- et 4-aperturés, puisque leur durée de vie est différente), de la vitesse de croissance des tubes polliniques et de la capacité limite du stigmate et des ovules a été effectuée. Les résultats montrent que la plante-mère n'a presque jamais intérêt à produire plusieurs sortes de pollen, car l'une des formes polliniques féconde la totalité des ovules dans la majorité des cas. Un autre modèle en cours d'élaboration considère le pollen de deux

plantes qui fleurissent pendant deux jours. L'hypothèse principale est que le pollen 4-aperturé germe plus vite que le pollen 3-aperturé, mais que la viabilité du pollen 4-aperturé, qui est la même que celle du pollen 3-aperturé reste intacte ou presque. Les résultats montrent alors que la production de plusieurs sortes de pollen est une stratégie évolutivement stable.

En conclusion, l'évolution du grain de pollen est en partie due à l'évolution de certains caractères morphologiques, puisque ces derniers reposent sur des bases génétiques, de ce fait sujettes à la sélection.

Publications extraites de la thèse :

- DAJOZ, I., 1989. — Structure dans l'espace et dans le temps des populations de *Xatardia scabra* (Lapeyr.) Meissn., Apiaceae. *Acta Biol. Mont.* (9) : 245-252.
- DAJOZ, I., 1990. — Polymorphisme chez le pollen et la fleur de *V. diversifolia* (Gingins) Becker. *Bull. soc. Bot. fr.* (137) *Actual. bot.* (2) : 148-150.
- DAJOZ, I., TILL-BOTTRAUD, I. & GOUYON, P.H., 1991. — Evolution of pollen morphology. *Science*, 253 : 66-68.
- DAJOZ, I., TILL-BOTTRAUD, I. & GOUYON, P.H., 1991. — Evolution of pollen morphology, the hare and tortoise game, in « *Angiosperm pollen and ovules. Basic and applied aspects* », D.L. Mulcahy & E. Ottaviano, Eds Springer-Verlag, New-York (sous presse).
- DAJOZ, I. & HAUT, C. — Analysis of mineral contents of pollen : relationships with soil composition and inter-population variability. *Accepté dans Grana*

(Laboratoire d'Évolution et Systématique des Végétaux,
Université de Paris-Sud)

Patricia AREVALO-DURUP. — Le nid d'hiver d'*Euproctis chrysorrhæa* L. (Lepidoptera ; Lymantriidae) comme estimateur de population en milieu forestier.

Thèse de Doctorat de l'Université Paul Sabatier (Toulouse) spécialité : Entomologie forestière, soutenue le 22 mars 1991. JURY : E. ANGELIER, PRÉSIDENT ; P. DU MERLE, J. LEVIEUX ET J. LHONORÉ, RAPPORTEURS ; C. ALAUZET, P. COLOMBEL. 323 pages, 15 tableaux, 96 figures, 2 annexes, 132 références bibliographiques. Laboratoire de Bioécologie des Insectes, Université Paul Sabatier, 118 Route de Narbonne, 31062 - Toulouse Cédex.

Euproctis chrysorrhæa est un lépidoptère polyphage plus généralement connu comme ravageur des vergers et des haies. En Midi-Pyrénées, il s'est cependant manifesté en tant que ravageur des chênaies de 1985 à 1988. Lors de cet épisode invasif, nous avons été chargé d'étudier la possibilité d'estimer les populations en milieu forestier à partir du nid d'hiver tissé par les chenilles et dans lequel elles passeront l'hiver.

Nous avons développé ce thème de recherche selon trois axes. En premier lieu l'estimation des populations sortant des nids d'hiver avec la recherche et la mise en place d'un protocole et son application. En deuxième lieu, nous avons cherché à caractériser les relations entre les populations du défoliateur et son environnement forestier. Dans un troisième temps nous avons tenté de généraliser la méthode d'estimation à d'autres cas d'invasions rencontrées. Devant l'intérêt limité de cette méthodologie nous avons été amenés à reconsidérer la phase chenilles dans le nid d'hiver sur un plan de biologie plus fondamentale, en particulier nous nous sommes interrogés sur des sources de variabilité des effectifs de chenilles sortant des nids.

L'estimation des populations

Le protocole d'estimation des populations a été basé sur le nid d'hiver pour plusieurs raisons. Tout d'abord cette formation renferme les populations de chenilles qui au printemps entraînent les défoliations ; d'un blanc brillant et tissé à la périphérie des houppiers de chênes, il est très visible en forêt, enfin il est l'objet de variations de volume qui, qualitativement, peuvent être appréciées facilement. Des nids d'hiver ont donc été récoltés dans le courant de l'hiver 1986, placés à 20° C, 70 % d'humidité relative et en photopériode naturelle, ce qui nous a permis d'obtenir la sortie de chenilles. Par ailleurs, une échelle visuelle de 5 classes de volume de nid a été définie de I à V : petit nid, Nid moyen, Gros nid, Très gros nid et Très très gros nid, dans lesquelles les nids récoltés ont été distribués. Sur ces nids ainsi vidés de leurs chenilles et imperméabilisés nous avons mesuré le volume réel par immersion dans une colonne d'eau et mesure de la hauteur d'eau déplacée. Ce protocole nous a permis ainsi d'établir la correspondance volumique des cinq classes de volume définies qualitativement, à savoir : classe I entre 0 et 10 cm³ ; classe II entre 10 et 20 cm³ ; classe III entre 20 et 40 cm³ ; classe IV entre 40 et 80 cm³ ; classe V entre 80 et 160 cm³. Nous obtenons en outre une relation linéaire entre ces classes de volume de nid et les effectifs moyens de chenilles sorties des nids, de la forme :

$$Y = 11,8 X + 19,5$$

avec Y, l'effectif moyen de chenilles sorties des nids et X le centre de classe de volume en cm³ qui nous permet de réaliser l'estimation des populations en milieu forestier. Un échantillonnage par placettes de 625 cm², dans lesquelles nous avons recensé les nids par classes de volume visuelles prédéfinies, nous permet à l'aide de la relation précédente d'estimer les effectifs de chenilles qui sortiront au printemps.

Analyse des relations entre les populations du ravageur et de son environnement forestier

Au cours de ce travail nous nous sommes attachés à caractériser le déterminisme de l'attaque des chênes d'une part, et d'autre part, à analyser les relations entre les paramètres biologiques que constituent les classes de volume de nid d'hiver et les paramètres forestiers et ceci pour deux cas d'invasion rencontrés.

La densité des peuplements joue un rôle important dans le nombre d'arbres attaqués. La relation entre la proportion d'arbres attaqués et la densité est de la forme :

$$I \\ = 25 * D \\ P_A$$

Cette relation n'est pas totalement satisfaisante et laisse supposer l'intervention d'autres facteurs tels que la stratification du milieu ou la diversité spécifique des peuplements.

L'analyse en composantes principales entre le déterminisme de l'attaque des chênes et les paramètres forestiers suivants : hauteur totale de l'arbre, hauteur du houppier, D.B.H. (diamètre à 1,30 m du sol) et la densité du peuplement échantillonné fait ressortir 2 axes principaux qui sont la densité globale des peuplements forestiers, sur lequel les points se distribuent selon un gradient, et la grandeur de l'arbre (tous deux paramètres combinés des paramètres forestiers analysés) sur lequel les points sont concentrés vers les valeurs positives de l'axe.

Enfin nous avons associé aux paramètres forestiers cités précédemment le groupe des variables biologiques de l'infestation que constituent le nombre total de nids par arbre et le nombre total de nids pour chaque de volume de nid et par arbre. L'analyse en composantes principales et la régression sur les composantes principales (c'est à dire la meilleure combinaison des paramètres forestiers corrélée avec chacune des variables de l'infestation) nous a permis de dégager le constat suivant. En premier lieu, un rôle dominant de la D.B.H. en tant que composante de ces combinaisons sur la totalité des paramètres de l'infestation, une action non négligeable et de signe toujours négatif de la densité du peuplement sur le nombre total de nids par arbre et sur le nombre total de nids de classe I et II (petit nid et nid moyen) par arbre. D'autre part, les petites colonies (nids de classe I) apparaissent préférentiellement sur les arbres de faible hauteur. En dernier lieu, il existe des particularités attachées aux deux massifs ainsi analysés.

Généralisation de la méthode d'estimation à d'autres cas d'invasion : les infestations de 1987-1988

Dans une troisième étape, nous avons généralisé la méthode d'estimation basée sur les classes de volume de nid aux cas d'invasions rencontrées en 1987-88. Douze biotopes ont été échantillonnés, huit massifs forestiers, des formations de type pré-forêt (lande) et des haies, pour lesquels nous avons recherché l'existence d'une relation linéaire entre les effectifs moyens de chenilles sorties des nids et les classes de volume de nid. La validité des modèles linéaires obtenus ne se rencontre pas à tous les cas d'invasion enregistrés. D'autre part, dans le cas des massifs forestiers, la comparaison des modèles linéaires obtenus a mis en évidence le fait qu'ils ne sont pas interchangeables d'un massif à un autre et que, pour un même massif, la même loi ne se retrouve pas d'une année à une autre. Cette méthodologie basée sur le volume du nid d'hiver est donc limitée aux cas extrêmes de pullula-

tion du ravageur quel que soit le milieu considéré et est inutilisable pour les stades invasifs intermédiaires.

A partir de ce constat, nous avons cherché à définir les causes de cette limitation en analysant la relation entre l'effectif réel de chenilles sorties et le volume mesuré du nid d'hiver. On constate d'une part une très grande variabilité des effectifs de chenilles par nid pour un même volume et, d'autre part, l'existence d'une relation complexe entre ces deux variables que nous avons essayé de modéliser selon deux hypothèses. En premier lieu nous avons considéré l'intervention d'un facteur de mortalité qui s'exercerait sur les chenilles proches de la surface, et en deuxième lieu une variabilité dans le tissage du nid, celui-ci étant considéré comme bidimensionnel. Sur cette base de travail, nous avons abordé ces différentes sources possibles de variabilité des effectifs de chenilles dans les nids.

Nous avons considéré la mortalité au cours de la phase chenilles dans les nids d'hiver en différenciant la mortalité par parasitisme de la mortalité par maladies. Le seul parasitoïde caractéristique de cette phase est *Trichomalopsis peregrina* G. (Hymenoptera ; Pteromalidae) dont les larves se développent en ectoparasitoïdes sur les chenilles en automne et hivernent au 5ème stade larvaire dans les loges de l'hôte ; les adultes sortent au printemps suivant. Les taux apparents de parasitisme réalisés dans les massifs forestiers sont très faibles (1,81 %). L'examen des modalités du parasitisme en fonction des classes de volume de nid a mis à jour une forte attractivité de *T. peregrina* pour les nids de gros volume, peu fréquents dans le milieu, avec un impact minime sur l'effectif des chenilles, et au contraire une faible probabilité pour les nids de petit volume d'être parasités associée à un impact du parasitoïde beaucoup plus important sur les chenilles qu'ils renferment. L'analyse des résultats obtenus suggère que l'accès limité aux chenilles les plus proches de la surface du nid constitue la cause essentielle de la faible valeur de cet hyménoptère en tant que facteur de mortalité. Ce facteur reste à analyser plus complètement en raison de l'activité de l'hyperparasitoïde *Pediobius pyrgo* W. (Hymenoptera ; Eulophidae) qui, dans certains cas, peut entraîner une sous-estimation sérieuse de l'impact de *T. peregrina*. Le facteur de mortalité qui est de loin le plus important est la mortalité par maladies. Elle s'élève en moyenne à 30 % en chênaie et est relativement constante quelle que soit la classe de volume de nid considéré. Les principaux agents sont les mycoses (*Puccinia mycelis* sp. et *Aspergillus* sp.) et surtout les septicémies bactériennes.

La dissection des nids d'hiver nous a permis de définir la structure interne du nid d'hiver tissé sur les houppiers de chênes et les sous-unités types qui la composent : l'enveloppe extérieure, la chambre de mue, la poche à excréments, la loge de diapause. L'analyse des coupes longitudinales des nids nous a révélé une structure interne et une utilisation de ces nids extrêmement variable. Cette variabilité se traduit par des « intensités » de tissage des nids très différentes. Nous en avons recherché les causes par l'analyse des différents stades larvaires associés à la construction et à l'occupation de ces nids. Les trois premiers stades sont associés à la construction du nid d'hiver. Le troisième

stade, associé à la phase diapausante des chenilles, est atteint avant la diapause et présente une mue stationnaire qui caractérise l'entrée en diapause des chenilles. En outre il présente un polymorphisme très élevé qu'on peut analyser en trois modes bien différenciés. Ce constat reste à approfondir mais est suffisant pour qu'on puisse considérer ce stade larvaire comme étant à l'origine de la variabilité de tissage des nids d'hiver.

Perspective de recherche

Ce travail de recherche nous a révélé l'inefficacité du nid d'hiver en tant qu'estimateur des populations de chenilles en milieu forestier. Cette formation est une véritable boîte noire dans laquelle les phénomènes complexes se déroulent (croissance larvaire, diapause, mortalité, comportement de construction, fusion des colonies, comportement de reprise d'activité). D'autre part, les analyses des relations entre les populations du ravageur et l'environnement forestier soulèvent de nombreuses interrogations, en particulier sur le rôle des facteurs associés à la densité du peuplement (stratification du milieu, phytosociologie des peuplements). Le rôle de la D.B.H. dans le déterminisme de l'attaque des chênes reste à comprendre. L'étude de la

répartition spatiale des nids et de la signification biologique des classes de volume de nid demeure à effectuer (fécondité des femelles, proximité des pontes et fusion des colonies, meilleure capacité des certaines colonies à se déplacer et à fusionner). Associés à ces problèmes, le mode de propagation de l'insecte et le choix du site de ponte par les imagos ou les chenilles seraient à analyser.

En liaison avec la problématique posée par ce travail, nous avons abordé l'étude des facteurs à l'origine de la variabilité des effectifs de chenilles dans les nids. Les différentes structures observées et les modes de tissage qui en résultent seraient à quantifier en liaison avec l'occupation ou non des loges et avec les stades larvaires associés. Pour ce dernier facteur il reste à confirmer l'existence du polymorphisme du troisième stade larvaire dans d'autres cas d'invasions et pour différents niveaux de population, d'envisager les conséquences de celui-ci sur le reste du développement et les relations possibles avec la polyphagie. La mortalité par maladies est l'une des sources essentielles de variabilité des effectifs de chenilles dans les nids, dont l'apparition et les modes de propagation dans les nids et les foyers demeurent à étudier en liaison avec la structure des nids.



TABLE DES MATIÈRES

— CONTENTS —

VOLUME 22, 1991

BARBAULT R. — L'écologie française face à un triple défi : social, scientifique et structurel.	263 (2)
BARBERO B. — Au cœur de la rénovation des pédagogies et de la recherche : l'écologie.	275 (2)
BEFFY J.-L. & S. DOLEDEC. — Mise en évidence d'une typologie spatiale dans le cas d'un fort effet temporel un exemple en hydrobiologie.	169 (1)
<i>How to detect a spatial typology in the presence of a strong temporal effect : an example in hydrobiology</i>	
BLANDIN P. — L'émergence du génie écologique : conséquences pour la recherche et la formation.	289 (2)
BUTTLER A. & J.-M. GOBAT. — Les sols hydromorphes des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse).	405 (3-4)
<i>The hydromorphic soils of the wet meadows of the south shore of Lake Neuchâtel (Switzerland)</i>	
COMINCK DE F., BOCK C., GRÉGOIRE F., MAUCORPS J. & S. WICHEREK. — Les transferts latéraux de solutions du sol dans un système lande sur podzol-tourbière acide.	343 (3-4)
<i>Lateral transportation of soil solutions in a heath on a podzol and bog system</i>	
DOCHE B., POMMEYROL V. & J.-P. PELTIER. — Les landes à Éricacées (Callunaies, Rhodoraies) et les vitesses de transformation des paysages végétaux en montagne (Massif Central et Alpes).	221 (1)
<i>The transition in heathlands : Calluna vulgaris, Rhododendron ferrugineum and rates of the changes in the plant cover</i>	
FORCARD F. & M. FROVIER. — Inflammabilité et combustibilité des principales espèces végétales des landes de Bretagne.	389 (3-4)
<i>Flammability and combustibility of main vegetal species of Breton heathlands</i>	
FOSSATY J. & G. PAUTOU. — Les changements de végétation dans les marais de Chautagne (Savoie).	242 (1)
<i>Vegetation changes in the Chautagne-fens (Savoie, France)</i>	
HAURY J. — Organisation et dynamique de la végétation d'une zone humide, aménagement et utilisation agricole pendant la période 1961-1989.	179 (1)
<i>Organization, vegetation dynamics, management and agricultural uses in a wetland from 1961 to 1989</i>	
JOUVENTIN P. — Pourquoi un débat sur la politique scientifique en écologie ?	253 (2)
LEBRETON PH. & J.-P. CHOISY. — Avifaune et altérations forestières. III. Incidences avifaunistiques des aménagement forestiers : substitutions <i>Quercus/Pinus</i> en milieu subméditerranéen.	213 (1)
<i>Avifauna and forest alterations. III. Effects of forest management on bird life : Quercus/pinus in submediterranean environment</i>	
LEFEUVRE J.-M. — Le comité Écologie et gestion du patrimoine naturel (EGPN) du Ministère de l'Environnement : un bilan pour de nouvelles perspectives.	299 (2)
LEGA J.-M. — Le rôle du milieu des sciences savantes dans l'avancement des sciences et l'écologie.	261 (2)
LEVI C. — Relancer l'écologie française.	287 (2)
LODÉ T. — Evolution annuelle du régime alimentaire du Putois <i>Mustela putorius</i> L. en fonction de la disponibilité des proies.	337 (3-4)
<i>Annual evolution of the diet of the Polecat Mustela putorius L. in conjunction with prey availability</i>	
MÉTGE C. — Contribution à l'étude écologique d' <i>Anopheles labranchiae</i> au Maroc. Activité des imago et dyna- mique des stades pré-imaginaux dans la région de Sidi Bertache.	419 (3-4)
<i>An ecological study of Anopheles labranchiae in Morocco. Activity of adults and dynamic of larvae in the Sidi Bertache area</i>	
OPPENAL J.-M. — La recherche écologique au Ministère de l'Environnement.	296 (2)
PONNETI C. — Déclaration d'intention.	272 (2)
PERNAU H. — Espace et temps, pierres d'achoppement des études d'impact en milieu fluvial.	203 (1)
<i>Space and time, stumbling-blocks of impact studies in large rivers</i>	
RAFFIN J.-P., FRANCHILLON-VIEILLIOT H., GODINEAU J.-C., MELNIER F.-J., PLATEL R. & J. RIBIER. — Suivi à long terme (1978-1988) de quelques sites littoraux bretons après pollution pétrolière (Amoco Cadiz).	363 (3-4)
<i>Long survey (1978-1988) of some Breton shores after oil spill (Amoco Cadiz)</i>	
RAFFIN J.-P., FRANCHILLON-VIEILLIOT H., GODINEAU J.-C., MELNIER F.-J., PLATEL R. & J. RIBIER. — Étude sur dix ans (1978-1988) de populations de mollusques (<i>Patella vulgata</i> L. et <i>Tellina tenuis</i> Da Costa), après pollution pétrolière (Amoco Cadiz).	375 (3-4)
<i>A ten years (1978-1988) study on Molluscs (Patella vulgata, L. and Tellina tenuis Da Costa) populations after oil spill (Amoco Cadiz)</i>	
RAMADE F. — La science écologique en France par rapport à l'étranger.	257 (2)
ROBACH F., EGLIN L. & R. CARBENIER. — Hydrosystème rhénan : évolution parallèle de la végétation aquatique et de la qualité de l'eau (Rhinau).	227 (1)
<i>Rhine hydrosystem : aquatic vegetation in relation with water quality (Rhinau island)</i>	
RUELLAN A. — Vers la création de Pôles Régionaux de Recherche en Environnement : une démarche proposée par le Programme Environnement du CNRS.	292 (2)
TACHET H., BOURNAUD M., BERLY A. & B. CELLOT. — Le macrobenthos d'un fleuve et son milieu : interactions spatio-temporelles à l'échelle d'une station.	187 (1)
<i>The macrobenthos in its environment : spatio-temporal interactions in a station of a large river</i>	
TRÉMOILLERES M., CARBENIER D., CARBENIER R., EGLIN L., ROBACH F., SANCHEZ-PEREZ J.-M., SCHNITZLER A. & D. WEISS. — Zones inondables, végétation et qualité de l'eau en milieu alluvial rhénan : l'île de Rhinau, un site de recherches intégrées.	317 (3-4)
<i>Flooded areas, vegetation and water quality in the alluvial Rhine plain : a study site, the Rhinau island</i>	
USSEGLIO-POLATERA PH. — Représentation graphique synthétique de la signification écologique d'un peuplement. Application aux macroinvertébrés du Rhône à Lyon.	195 (1)



QUETZAL
COMMUNICATIONS
ÉDITION SCIENTIFIQUE
CRÉATION GRAPHIQUE
CARTOGRAPHIE - PAO
28, rue des Cailloux
92110 Cliché
(1) 47.30.24.45

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

(prenant effet pour les textes soumis à partir du 1^{er} janvier 1990)

Le *Bulletin d'Écologie* publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée, émanant des membres de la Société d'Écologie. Les articles des collègues étrangers peuvent être rédigés en anglais, allemand, italien ou espagnol.

La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages du *Bulletin*, figures, tableaux bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 X 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

- Le titre ;
- Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
- L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
- Le résumé en français et le « summary » en anglais d'une vingtaine de lignes dactylographiées chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
- La traduction en anglais du titre, ainsi que sa traduction en français si l'article est écrit dans une autre langue ;
- Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
- Une proposition de titre courant, en français, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
- Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et de ceux des auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.

Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être cliqués directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en deux langues dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format du *Bulletin*, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 X 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution*. Wiley and Sons, Chichester: 175 p.

GARAY, J. & NATAF, L., 1982.— Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. In : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.



Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations sous Mac Draw™ peuvent être utilisées. Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5 1/4 dépassant 700 Ko.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).

Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à deux lecteurs. Les textes proposés pour la Tribune, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

TARIF ABONNEMENT POUR LE TOME 23

PARTICULIERS :	Cotisation	Abonnement	Total
FRANCE et C.E.E.	150 F	275 F	425 F
AUTRES PAYS	150 F	350 F	500 F
Étudiants et Stagiaires	75 F	140 F	115 F

COLLECTIVITÉS :	H.T	T.V.A. 2,1 %	T.T.C
FRANCE	509,30 F	10,70 F	520 F
Agence et libraires (remise 10 %)	458,37 F	9,63 F	468 F
ÉTRANGER	528,89 F	11,11 F	540 F
Agences et libraires (remise 10 %)	476,00 F	10,00 F	486 F

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE C/o

Secrétariat Faune-Flore,
57 rue Cuvier
75231 PARIS Cedex
Tél. 43.36.54.22
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances devront être adressées directement à :

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy
Téléphone : 60.46.48.51. Télécopie : 60.46.57.19.

IMPORTANT : Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE.

